

THÈSE

présentée

**A LA FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES
DE L'UNIVERSITÉ DE BESANÇON**

pour obtenir le

**DIPLOME de DOCTEUR en SCIENCES BIOLOGIQUES
Mention Biologie Animale**

par

Roland ROMAIN

**Corrélations cytophysiologiques de l'adénohypophyse
de la tanche (*TINCA TINCA*L.) avec l'interrenal
et la pigmentation**

Soutenue le 15 Mars 1974 devant la Commission d'examen

J. RIPPLINGER, Professeur

Président

P. REAL, Professeur

C. BUGNON, Professeur

M. OLIVEREAU, Maître de Recherche

} Examineurs

THÈSE

présentée

**A LA FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES
DE L'UNIVERSITÉ DE BESANÇON**

pour obtenir le

**DIPLOME de DOCTEUR en SCIENCES BIOLOGIQUES
Mention Biologie Animale**

par

Roland ROMAIN

**Corrélations cytophysiologiques de l'adénohypophyse
de la tanche (*TINCA TINCA*L.) avec l'interrenal
et la pigmentation**

Soutenue le 15 Mars 1974 devant la Commission d'examen

J. RIPPLINGER, Professeur

Président

P. REAL, Professeur

C. BUGNON, Professeur

M. OLIVEREAU, Maître de Recherche

} Examineurs



Corrélations cytophysiologiques de l'adénohypophyse de la tanche (*TINCA TINCA* L.) avec l'interrenal et la pigmentation

PAR

Roland ROMAIN

SOMMAIRE

INTRODUCTION	25
CHAPITRE PREMIER	25
Organisation de l'hypophyse et types cellulaires de l'adénohypophyse de la Tanche. Comparaison avec les autres Téléostéens	
I — Organisation générale et nomenclature de l'hypophyse des Téléostéens	25
II — Matériel et méthodes	26
III — Résultats	27
IV — Discussion : les types cellulaires de l'adénohypophyse des Téléostéens et leur répartition. Comparaison avec l'adénohypophyse de la Tanche	32
1 — La pro-adénohypophyse	32
2 — La méso-adénohypophyse	35
3 — La méta-adénohypophyse	36
V — Résumé	38
CHAPITRE DEUXIEME	39
Interrénal des Téléostéens et interrénal de la Tanche	39
I — L'interrénal des Téléostéens, homologue du cortex surrénal des Vertébrés Supérieurs	39
1 — Arguments morphologiques et embryologiques	39

2 — Arguments histochimiques	40
3 — Arguments biochimiques : les stéroïdes interrénaliens	42
4 — Arguments essentiellement histophysiologiques : les corrélations hypophyso-interrénaliennes	44
5 — Conclusion	46
— Etude préliminaire de l'interrénal de la Tanche : caractérisation des cellules noradrélinogènes et interrénaliennes dans les manchons épithéliaux périvasculaires du rein céphalique	46
CHAPITRE TROISIEME	55
Recherche des modifications adénohypophysaires corrélatives de la stimulation de l'interrénal après traitement de la Tanche par la métopirone	55
I — Matériel et méthodes	55
II — Résultats	55
III — Discussion	56
IV — Résumé	57
CHAPITRE QUATRIEME	58
Effets de la dexaméthasone sur l'interrénal et l'adénohypophyse de la Tanche et établissement de leurs corrélations	58
I — Matériel et méthodes	58
II — Résultats	58
III — Discussion	61
IV — Résumé	62
CHAPITRE CINQUIEME	63
Modifications de l'interrénal et de l'adénohypophyse chez la Tanche soumise à des milieux ambiants hypo- et hyperminéralisés I — Facteurs endocrines contribuant au maintien de l'équilibre hydro-minéral chez les Téléostéens	63
1 — Rôle de l'hypophyse antérieure	63
2 — Rôle de l'hypophyse postérieure	68
3 — Rôle de l'interrénal	69
4 — Rôle des corpuscules de Stannius	73
II — Modifications de l'interrénal et de l'hypophyse chez la Tanche maintenue en eau distillée	75
III — Modifications de l'interrénal et de l'hypophyse chez la Tanche maintenue en eau de mer diluée à 12,5‰ et à 20‰	78
IV — Discussion : corrélations et interprétation des modifications histologiques de l'interrénal et de l'hypophyse de la Tanche soumise à des conditions opposées de salinité ambiante	81
V — Conclusion	84
CHAPITRE SIXIEME	85
Effets sur la cytologie adénohypophysaire de l'illumination permanente de la Tanche placée sur fond blanc et sur fond noir. Comparaison avec les modifications naturelles des cellules mélanotropes	85
I — Contrôle nerveux et hormonal des chromatophores des Téléostéens	85
II — Effets comparés de l'illumination avec fond noir puis avec fond blanc sur la cytologie de l'adénohypophyse et de l'interrénal de la Tanche	86
III — Comparaison des modifications naturelles et expérimentales des cellules mélanotropes	88
IV — Discussion	90
CHAPITRE SEPTIEME	91
Discussion générale et conclusion	91
I — Résumé chronologique des résultats	91
II — Discussions	92
III — Conclusion	95
BIBLIOGRAPHIE	96

Dans ce travail, les types cellulaires de l'adénohypophyse de la Tanche ont été morphologiquement définis par leur localisation dans la glande et leurs affinités pour les divers colorants des techniques modernes de coloration hypophysaire (tétrachrome de Herlant, bleu alcian-PAS-orangé G, hématoxyline au plomb de Mc Conaill ...).

La caractérisation cyto-physiologique des cellules corticotropes a nécessité préalablement l'étude de l'interrénal chez cette espèce. Les modifications du fonctionnement de la glande cible provoquées par la métopirone ont entraîné la réaction de plusieurs types cellulaires de la pro- et de la méta-adénohypophyse.

Divers protocoles expérimentaux ont été réalisés pour tenter de faire réagir électivement les cellules corticotropes (dexaméthasone) et par ailleurs, d'apporter une interprétation à la réaction des autres catégories de cellules sous l'effet de l'inhibition de la synthèse des élaborations interrénaliennes (modifications de la minéralisation ambiante, induction de l'adaptation chromatique). La comparaison de l'histologie de l'hypophyse et de l'interrénal de tanches sacrifiées au printemps, avec

celle de tanches sacrifiées en été, a également permis certaines conclusions. Il en est de même pour les observations se rapportant à la pigmentation.

Finalement, la signification fonctionnelle de trois types cellulaires de l'adénohypophyse de la Tanche a été déterminée de cette manière (cellules à prolactine, cellules corticotropes, cellules mélanotropes). Un type distinct semble réagir électivement en cas de déperdition ionique (cellules acidophiles de la méta-adénohypophyse).

Divers mécanismes endocriniens ont été, par ailleurs, mis en évidence ou sont à soupçonner.

L'étude des modifications de la neurosécrétion hypothalamo-hypophysaire en fonction de la tonicité ambiante est restée accessoire.

Dans cet exposé, les données relatives à la signification physiologique de ces divers systèmes hormonaux des Téléostéens seront rapportées au début des différents chapitres. Les résultats obtenus chez la Tanche seront ensuite présentés puis discutés et comparés à ceux des diverses autres espèces.

CHAPITRE PREMIER

ORGANISATION DE L'HYPOPHYSE ET TYPES CELLULAIRES DE L'ADENOHYPOPHYSE

DE LA TANCHE, COMPARAISON AVEC LES AUTRES TELEOSTEENS

L'hypophyse de la Tanche a été décrite de nombreuses fois, particulièrement pour l'étude de son innervation (SCHARRER, 1937 ; BARGMANN et HILD, 1949 ; HILD, 1950 ; VON BREHM, 1958 ; SCHIEBLER et HARTMANN, 1963 ; VOLLRATH, 1967 ; VOLLRATH et SCHIEBLER, 1968) ou de sa vascularisation (LENYS, 1959 ; BUGNON et LENYS, 1962 a). Par contre, très peu de descriptions des types cellulaires de son adénohypophyse ont été réalisées à l'aide des techniques histologiques modernes de coloration hypophysaire. VOLLRATH (1967) décrit succinctement cinq catégories de cellules après coloration au bleu alcian-PAS-orangé G. L'utilisation de l'hématoxyline au plomb selon Mac Conaill (1947) a permis à OLIVEREAU

(1970 a) de révéler dans le lobe le plus rostral (ou pro-adénohypophyse) un type cellulaire supplémentaire.

Nous décrirons ici sept types cellulaires dans l'adénohypophyse de la Tanche après diverses colorations. Mais, auparavant, le problème de la nomenclature doit être débattu.

I — ORGANISATION GENERALE ET NOMENCLATURE DE L'HYPOPHYSE DES TELEOSTEENS.

Malgré de fortes variations d'aspect selon les espèces, l'organisation générale de l'hypophyse des Téléostéens peut se réduire à un schéma unique : le plancher de l'hypothalamus est

invaginé en arrière du chiasma optique en un *saccus infundibuli*, dont la différenciation peut donner, en arrière, le sac vasculaire, (s'il existe) et en avant, des digitations nerveuses pénétrant plus ou moins intensément les trois régions constamment présentes de l'adénohypophyse. Disposées de l'avant vers l'arrière, ces régions sont simplement appelées par PICKFORD et ATZ (1957) pro-, méso- et méta-adénohypophyse.

La partie nerveuse de l'hypophyse (ou neurohypophyse) présente elle-même deux zones distinctes : l'une très importante, postérieure, constituée de protrusions nerveuses massives, renfermant une abondante neurosécrétion, l'autre généralement moins importante, antérieure, beaucoup moins riche en produits de neurosécrétion Gomori-positifs. Par analogie avec la structure hypophysaire des Tétrapodes, les auteurs ont reconnu, en la neurohypophyse postérieure, un véritable lobe nerveux et, en la neurohypophyse antérieure, une sorte d'éminence médiane, du fait même de son contact avec l'adénohypophyse antérieure (DIEPEN, 1953).

Cette conception fonctionnelle, qui évoque un lien humoral de l'hypothalamus avec l'adénohypophyse, a entraîné les auteurs à considérer l'une ou l'autre partie de l'adénohypophyse antérieure, dont l'histologie était mal connue, comme la *pars tuberalis*. La méta-adénohypophyse est unanimement considérée comme la *pars intermedia*.

Ainsi DIEPEN (1953) considère-t-il que c'est la méso-adénohypophyse qui est l'équivalent de la *pars tuberalis*, l'"éminence médiane" étant fréquemment bien développée à ce niveau. Par contre pour BRETSCHNEIDER et DUYVENE DE WIT (1947), cette même région représente la *pars distalis* puisqu'il y existe des cellules acidophiles, basophiles et chromophobes. La pro-adénohypophyse représente alors, en raison de son histologie apparemment uniforme et de sa position antérieure, la *pars tuberalis*. SUNDARARAJ (1959) et SUNDARARAJ et NAYYAR (1969) restent attachés à cette dernière interprétation en raison de la chromophobie de ce lobe chez *Heteropneustes fossilis*.

Pour CHARIPPER (1937) ou ROMEIS (1940), cette pro-adénohypophyse ne représentait qu'un lobe supplémentaire strictement propre aux Poissons.

BUGNON (1960 a et b) ne considère comme une *pars tuberalis*, que la bandelette dorsale de cellules amphobiles ou chromophobes de la pro-adénohypophyse, au contact de l'"éminence médiane" le restant de la zone appartenant à la *pars distalis*.

On voit donc que les différentes interprétations morphologiques et fonctionnelles ont entraîné des appellations variées pour les différents lobes de l'adénohypophyse. La nomenclature de PICKFORD et ATZ permet de trouver un langage universel, mais ne résout pas le problème de la signification physiologique de ces lobes.

Pour des raisons embryologiques empruntées à ENEMAR

(1960), WINGSTRAND (1966) estime que l'existence d'une *pars tuberalis* chez les Téléostéens ne peut être envisagé

HERLANT, dès 1954, propose une assimilation fonctionnelle de la pro- et de la méso-adénohypophyse des Téléostéens avec le lobe céphalique et le lobe caudal, respectivement, de la *pars distalis* des Reptiles et des Oiseaux.

GREEN (1951) considère également pro- et méso-adénohypophyse des Téléostéens comme analogues à la *pars distalis* des Tétrapodes. Finalement, la caractérisation précise des types cellulaires par les colorations hypophysaires modernes et leur identification histophysiologique ont permis à OLIVIEREAU, (1963 a) de confirmer cette équivalence. GORBMAN (1965) propose alors la dénomination de ces lobes en *pars distalis* rostrale (PDR) et *pars distalis* proximale (PDP).

Cependant, ni VAN OORDT (1968) ni MATTHEIJ (1968 a) n'admettent cette terminologie qui ne peut s'appliquer à la glande pituitaire de tous les Poissons car l'adénohypophyse des autres Actinoptérygiens (Brachioptérygiens, Chondrostéens, Holostéens), des Chondrichthyens et aussi des Agnathes, est mal connue quant à sa composition cellulaire.

Dans le présent travail, cette terminologie d'Olivereau et Gorbman sera rapportée dans le cas où les résultats des divers auteurs cités s'y réfèrent eux-mêmes. Pour notre part, tant que la signification fonctionnelle des diverses catégories cellulaires de l'adénohypophyse de la Tanche ne sera pas dûment établie, nous conserverons prudemment et provisoirement la simple terminologie topographique de PICKFORD et ATZ pour nommer les différents lobes.

II — MATERIEL ET METHODES

L'étude suivante porte sur l'examen histologique d'une vingtaine de Tanches non traitées provenant de nos bassins d'élevage. Elles ont été sacrifiées à diverses saisons, mais nous n'avons pas tenté ici d'établir l'existence de modifications sécrétoires cycliques, bien que des observations rapportées dans les autres chapitres prouvent leur réalité.

Les animaux sont rapidement décapités et l'encéphale est entièrement prélevé avec la base osseuse du crâne. Après fixation de 24 heures par le liquide de Helly, l'os est décalcifié pendant 8 ou 15 jours à l'acide trichloracétique pour faciliter la dissection. Exceptionnellement, nous avons pu utiliser dans ce même but l'E.D.T.A. L'encéphale et l'hypophyse attenante, durcis par le formol, peuvent alors être dégagés avec précaution de l'os complètement ramolli.

Après inclusion à la paraffine, des coupes de 5 μ m sont réalisées et colorées suivant la méthode de CLEVELAND-WOLFE (1932) ou au tétrachrome de HERLANT (1960) modifié par RACADOT (1962). Les

colorations modernes de la neurosécrétion et des glycoprotéines ont été appliquées, associées parfois à la réaction histochimique du P.A.S. : bleu alcian-PAS, avec ou sans contre-coloration à l'orangé G, selon HERLANT (1960) ; thionine-paraldéhyde-PAS-jaune naphthol S selon LERAY, SEITE et STAHL (1961) ; hématoxyline chromique-phloxine de Gomori ; fuchsine paraldéhyde selon GABE (1953) ou suivie du Cleveland-Wolfe. La coloration à l'hématoxyline au plomb de Mac Conaill a été également appliquée sur notre matériel en suivant les indications de GOSLAR et TISCHENDORF (1955). Cette coloration a été fréquemment précédée de la réaction du P.A.S.

III — RESULTATS

1 — TIGE PITUITAIRE ET POSITION DE L'HYPOPHYSE

L'hypophyse de la Tanche est reliée au plancher du diencephale par une tige pituitaire. De ce fait, elle est de type leptobasique selon la classification de BRET-SCHNEIDER et DUYVENE DE WITT (1947). Bien que courte, la tige reste pleine, car la cavité infundibulaire du troisième ventricule ne la pénètre pas. Le système d'attache à l'hypothalamus appartient donc plus précisément au mode "Z" de KAWAMOTO (1967).

La tige hypophysaire est orientée dorso-rostroventralement, et cette orientation correspond à celle de la neurohypophyse et de la glande en général qui est elle-même allongée dans ce même sens (schéma 1).

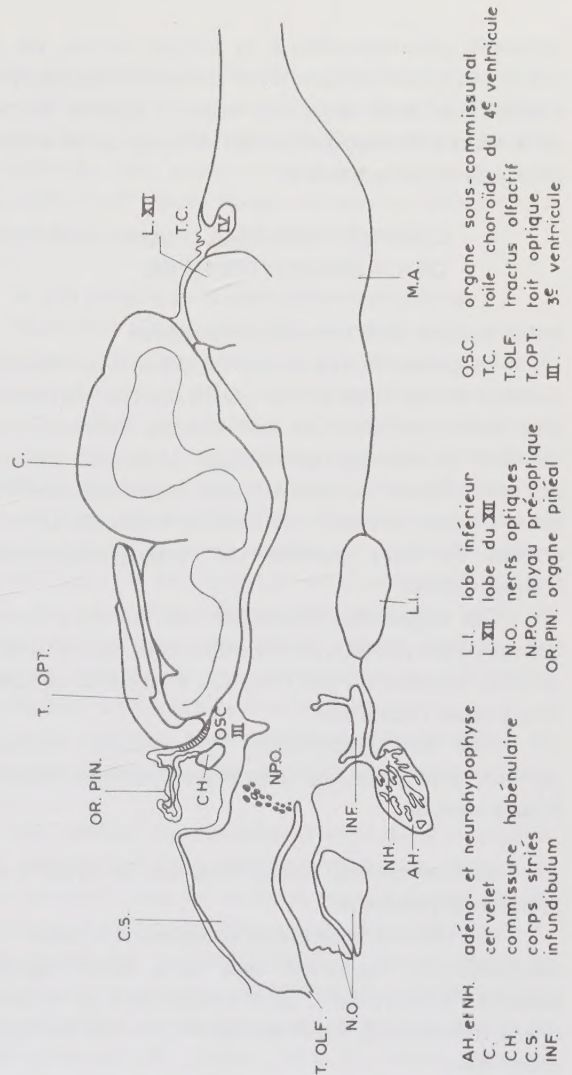
Comme c'est dans la région de l'hypothalamus que s'insère la tige pituitaire, l'hypophyse se trouve rejetée pratiquement sous le chiasma optique (type B de KAWAMOTO, 1967). La tige relativement étroite de la glande pituitaire traverse la tente méningée épaisse qui ferme la selle turcique.

2 — FORME DE L'HYPOPHYSE

La forme de l'hypophyse est globuleuse chez les jeunes individus. Ailleurs, l'hypophyse adopte une forme en fer de lance car elle est aplatie dorso-ventralement, large à l'arrière et pointue à l'avant. La pointe mousse antérieure est recourbée ventralement.

KERR (1942) explique l'orientation de l'hypophyse, soit vers l'arrière (Vairon, Gardon), soit vers l'avant (Carpe, Carassin), par les mouvements relatifs au cours de la croissance du cerveau et de la glande insérée dans l'os. La forme elle-même de l'hypophyse peut-être modifiée par des effets de pression des parois de la cavité osseuse.

COUPE SAGITALE DE L'ENCEPHALE DE LA TANCHE



3 — ORGANISATION DE L'HYPOPHYSE

La neurohypophyse de la Tanche est remarquablement bien représentée ; elle présente de multiples branches ramifiées qui colonisent toute l'adénohypophyse de façon plus ou moins pénétrante selon les zones.

En raison de l'orientation particulière de la glande, obliquement vers l'avant, les trois lobes adénohypophysaires (pro-, méso-, méta-adénohypophyse), ne se suivent plus de l'avant vers l'arrière, mais sont étagés obliquement vers l'arrière (voir schéma 2).

La méta-adénohypophyse occupe près de la moitié postéro-ventrale de la glande (sur une coupe sagittale), alors que la pro-et la méso-adénohypophyse se partagent le reste du territoire de façon égale. Toutefois, en coupe parasagittale, le rapport de grandeur du lobe

méta-adénohypophysaire à la surface totale, est plus réduit, au profit surtout de la pro-adénohypophyse qui s'épaissit, et aussi, dans une moindre mesure, au profit de la méso-adénohypophyse qui s'allonge dorsalement en arrière de la tige pituitaire.

4 — COMPOSITION CELLULAIRE DES LOBES DE L'ADÉNOHYPOPHYSE

a. Les cellules de la pro-adénohypophyse

La pro-adénohypophyse est envahie par des digitations de la neurohypophyse jusque dans son extrémité la plus antéro-ventrale. Ces ramifications nerveuses, extrêmement abondantes, sont larges. Leur plan de coupe donne des *figures arrondies, jamais anguleuses*, parvenant parfois jusqu'au bord extérieur de la glande. On y rencontre de rares granules de matériel neurosécrété Gomori-positif.

Ces digitations délimitent des cordons de tissu adénohypophysaires ayant sensiblement même direction qu'elles, formé d'un petit nombre d'assises de cellules de divers types tinctoriaux.

Une basale, fortement PAS-positive, s'interpose partout entre ce parenchyme pro-adénohypophysaire et la *pars nervosa*.

a1. Les *cellules acidophiles*, (ou de type 1) de la pro-adénohypophyse.

Les cellules acidophiles constituent le type le plus abondamment représenté dans cette zone rostrale, à laquelle elles confèrent, après tétrachrome de Herlant ou même trichrome de Cleveland-Wolfe, une couleur globale rouge clair.

Le cytoplasme de ces cellules ovoïdes à polygonaux semble très souvent particulièrement érythrosinophile au pôle basal, au voisinage des protrusions nerveuses. Les granules acidophiles y sont alors particulièrement serrés et forment une tache fortement colorée qui contraste avec l'extrémité apicale de la cellule où le noyau semble rejeté. La coloration de Cleveland-Wolfe semble beaucoup mieux préciser, sur notre matériel, la structure granuleuse qui est le support de cette affinité pour l'érythrosine.

Ces cellules sont PAS-négatives, mais l'orange G, associé parfois à la coloration, leur confère une teinte jaune soutenue. Bien que des granules orangéophiles soient difficiles à voir, le mélange de Halmi, après fuchsine-paraldéhyde, colore de la même façon les cellules de ce type. Elles sont également marquées par le jaune naphthol S, la fuchsine du trichrome de Masson et la phloxine de la coloration de Gomori.

Le noyau est parfois très gros et globuleux. Les granulations de chromatine qu'il renferme sont fines et réparties de façon homogène. Il n'est pas rare d'y trouver un petit nucléole en position excentrique.

Un certain nombre de cellules chromophobes coexistent parmi les cellules de type 1. Il est difficile de déterminer s'il s'agit d'éléments dégranulés de la même catégorie, ou d'une population cellulaire distincte. Leur existence rend délicate les tentatives d'interprétation de l'activité sécrétoire des cellules acidophiles par la seule observation de leur charge granulaire.

a2. Les *cellules hématoxyline au plomb (HPb)* — positives (ou de type 2) de la pro-adénohypophyse.

Ces cellules sont abondantes et réparties dans toute la pro-adénohypophyse tant dorsalement qu'antéro-ventralement (Fig. 1, pl. I).

Parfois accolées les unes aux autres, elles bordent d'une seule assise cellulaire les tractus nerveux. Le plus souvent, on les voit intercalées séparément entre les cellules acidophiles qui les compriment. Dans tous les cas, ces cellules, de forme arrondie à cylindrique très haute (17 μ m), s'observent pratiquement toujours au contact de la basale qui enveloppe les branches neurohypophysaires. En effet, lorsqu'elles paraissent situées à l'intérieur d'un cordon, on observe toujours un prolongement cellulaire qui, vraisemblablement, atteint une ramification nerveuse située dans un autre plan. En outre, ces cellules peuvent former des figures en rosette autour des branches neurohypophysaires coupées transversalement.

Les cellules de type 2 sont d'un violet très vif après coloration de Cleveland-Wolfe, et pourpre après tétrachrome de Herlant. Ces teintes violettes traduisent une amphophilie du cytoplasme vis-à-vis des colorants mais ne révèlent pas distinctement de granules.

Le cytoplasme apparaît vert olive laqué avec le mélange de Halmi. Par ailleurs, la faible PAS-positivité qu'il semble manifester est douteuse. Par contre, il n'est pas marqué par les colorants de la neurosécrétion.

Il est remarquable que l'hématoxyline au plomb révèle excellemment toutes ces cellules qui bordent de façon discontinue les appendices neurohypophysaires de la pro-adénohypophyse. De grosses granulations, bleu foncé à noir, sont mises en évidence par le colorant. L'abondance des granules est variable selon les animaux ; parfois il n'en subsiste qu'un faible nombre, localisés au pôle basal des cellules.

Ces cellules possèdent un gros noyau ovale médian ou, lorsque celui-ci est plus petit, fréquemment

repoussé à l'extrémité profonde de la cellule dans le cordon. La chromatine est répartie de façon hétérogène sur fond violet pâle et bien souvent on rencontre un gros nucléole.

a3. Les cellules fuchsine paraldéhyde-positives (ou de type 3) de la pro-adénohypophyse.

Cette troisième catégorie de cellules de la pro-adénohypophyse est particulièrement bien révélée par la fuchsine paraldéhyde.

Ces cellules constituent le type morphologique numériquement le moins bien représenté dans ce lobe. Elles sont néanmoins assez abondantes dans les régions postérieures et ventrales de la pro-adénohypophyse. Bien que pro- et méso-adénohypophyse soient fréquemment séparées par de plus importants troncs nerveux, on rencontre encore de telles cellules dans la région antérieure de la méso-adénohypophyse. Leur présence au bord des cordons semble préférentielle et, lorsqu'elles sont plus profondes dans l'épithélium, elles conservent des prolongements qui gagnent le voisinage des tractus neurohypophysaires. Elles sont réparties ainsi isolément ou en îlots de petit nombre.

Leur forme est parfois arrondie ou allongée en fuseau. Le plus souvent les cellules sont munies d'autres pôles et adoptent une forme anguleuse, étoilée, très caractéristique. Leur taille d'ailleurs, présente de fortes inégalités.

Le noyau, souvent excentré, est bien cerclé d'une membrane nucléaire remarquablement apparente, très épaisse. Il est clair et renferme peu de chromatine, au demeurant homogène. Un gros nucléole peut être vu en même temps qu'une ou plusieurs petites vacuoles cytoplasmiques.

Le cytoplasme apparaît bleu-azur au Cleveland-Wolfe. Les granules glyco-protéiques sont particulièrement bien mis en évidence, par la fuchsine paraldéhyde, par le bleu alcian ou par la simple réaction du P.A.S. Ces granules sont punctiformes, répartis dans tout le cytoplasme et disposés quelquefois de façon linéaire dans l'axe de polarité de la cellule.

Il est à noter qu'après coloration de Gomori à l'hématoxyline chromique, les granules apparaissent floclés ou disposés en longs bâtonnets. A cet égard, les figures observées évoquent plutôt une sorte d'innervation "en panier" par des fibres isolées neurosécrétrices, que l'existence de grains intracytoplasmiques. Il semble, en outre, que la thionine paraldéhyde, associée au P.A.S., différencie des grains verts de neurosécrétion sur des fibres superficielles, alors que des grains plus sombres pourraient correspondre aux granulations glycopro-

téiques cytoplasmiques. Ainsi, les prolongements cellulaires parfois fort minces et fort longs pourraient correspondre à des fibres chargées de chapelets de granules neurosécrétés. Cette question semble déjà avoir été posée par DA LARGE (1955 ; 1958) à propos d'éléments cellulaires de la méso-adénohypophyse de l'Hippocampe.

b. Les cellules de la méso-adénohypophyse.

Alors que dans la pro-adénohypophyse les grosses protrusions neuro-hypophysaires ont un aspect arrondi, celles qui gagnent la méso-adénohypophyse sont beaucoup plus *grêles* et leur tracé est nettement *anguleux*. Elles sont, en outre, moins nombreuses que celles de la pro-adénohypophyse mais toutefois plus chargées en neurosécrétion Gomori-positives. Comme dans la pro-adénohypophyse, le tissu nerveux se rencontre jusque dans la région la plus ventrale de la méso-adénohypophyse. Il n'est d'ailleurs pas rare de rencontrer entre les cellules de ce lobe des fibres isolées portant des manchons égrenés de matériel coloré par la fuchsine paraldéhyde ou l'hématoxyline chromique.

Une membrane basale semble également exister de façon non discontinue en bordure des cordons cellulaires.

Les cellules qui constituent cette zone se rencontrent uniquement en position ventrale par rapport au "lobe nerveux" chez les animaux les plus jeunes (10 g). Par contre, chez les individus un peu plus gros (50 g), en même temps que la glande modifie déjà sa forme et s'infléchit à l'avant, les cellules méso-adénohypophysaires débordent parasagittalement le tronc primaire de la neurohypophyse, jusque dans la région postéro-dorsale, repoussant ainsi ventralement le lobe neuro-intermédiaire.

b1. Les cellules acidophiles (ou cellules de type 1) de la méso-adénohypophyse.

Ces cellules fortement acidophiles sont très nombreuses et constituent de vastes plages, plutôt proximales par rapport à la neurohypophyse (schéma 2). L'unicité cellulaire de l'épithélium glandulaire est rompue par l'existence d'îlots de cellules cyanophiles de plus en plus importantes dans les régions distales de la méso-adénohypophyse.

Les cellules de type 1 sont étroitement juxtaposées et leur forme est polyédrique.

Les grains intracytoplasmiques érythrosinophiles, orangéophiles ou phloxinophiles sont très abondants. Ils peuvent être bien individualisés, rares et distincts dans une étroite zone chromophobe au voisinage du noyau. Par contre, ils sont agglomérés de manière compacte

dans des zones périphériques du cytoplasme. Des structures filamenteuses basophiles, vraisemblablement ergastoplasmiques, peuvent parfois être très apparentes.

b2. Les cellules cyanophiles ou de type 2 de la méso-adénohypophyse.

La localisation des cellules cyanophiles méso-adénohypophysaires a été définie par référence aux cellules acidophiles voisines, après coloration de Cleveland-Wolfe ou tétrachrome de Herlant.

Ces cellules sont polygonales à globuleuses mais la membrane plasmique est en général difficile à observer. Le noyau central et rond apparaît de taille éminemment variable selon les animaux. Les tanches sacrifiées au printemps présentent dans de telles cellules de gros noyaux. Chez les autres, le noyau est plus petit, plus sombre, à contours moins réguliers tandis que le cytoplasme est fortement vacuolaire.

Dans tous les cas, d'ailleurs, le cytoplasme des cellules de ce type présente une quantité plus ou moins grande de granulations fines, bien mises en évidence par les colorants des glycoprotéines. Les grains punctiformes, colorés par le bleu alcian, se répartissent régulièrement sur fond P.A.S. - positif ; ce qui confère à la cellule sa teinte globalement violette. Cette technique différencie ces cellules de celles du type 3 de la pro-adénohypophyse très fortement bleu alcian-positives.

La coloration du bleu alcian-PAS appliquée aux hypophyses d'animaux sacrifiés en avril met en évidence des cellules très fortement PAS-positives, isolées, situées préférentiellement en bordure de la glande dans la méso-adénohypophyse. La fuchsine paraldéhyde les distingue également en révélant des granules incomparablement plus gros que ceux des plages de cellules voisines. Ces cellules prennent, de plus, une coloration brune très uniforme après coloration par l'hématoxyline au plomb. Il semble toutefois difficile de dire s'il s'agit d'un état fonctionnel différent des cellules cyanophiles de type méso-adénohypophysaire 2 ou d'un troisième type de cellules à sécrétion glycoprotéique.

c. Les cellules des la méta-adénohypophyse.

La méta-adénohypophyse est strictement postérieure chez les jeunes individus (14 g). Chez les tanches notablement plus âgées, elle s'étend sous les autres lobes qu'elle repousse en position dorsale, en même temps que la glande s'allonge et s'infléchit vers l'avant.

D'énormes troncs nerveux pénètrent dans ce parenchyme cellulaire et s'y divisent en une multitude de branches, spécialement dans les régions les plus postérieures. Le produit de neurosécrétion y est particulière-

ment abondant au niveau du débouché de la tige pituitaire (sous forme de gros corps de Herring) ainsi que dans les parties distales des fibres.

Il existe également dans ce lobe une très nette basale P.A.S. - positive qui borde la *pars nervosa*.

Deux types cellulaires sont distincts dans le parenchyme glandulaire.

c1. Les cellules hématoxyline au plomb-positives (ou de type 1) de la méta-adénohypophyse.

Ces cellules sont strictement localisées en bordure des faisceaux de fibres nerveuses où elles sont particulièrement bien révélées par l'HPb. En raison de la systématisation des fibres dans le lobe, elles apparaissent plus nombreuses dans la zone postérieure et mieux intriquées avec l'autre catégorie cellulaire HPb-négative (fig. 2, pl. I).

Selon la période du sacrifice, ces cellules présentent une forme et une charge granulaire très variables. Les cellules peuvent être petites et anguleuses ; elles possèdent alors d'abondants granules intracytoplasmiques HPb-positifs. Dans d'autre cas et spécialement au printemps, elles sont grosses et globuleuses, leur cytoplasme très vacuolisé ne renferme que de rares granules dans de fins trabécules.

Ces cellules sont par ailleurs cyanophiles après coloration trichromique ou tétrachromique. Le noyau de taille variable, en rapport avec l'hypertrophie cellulaire, possède une chromatine grossière très caractéristique.

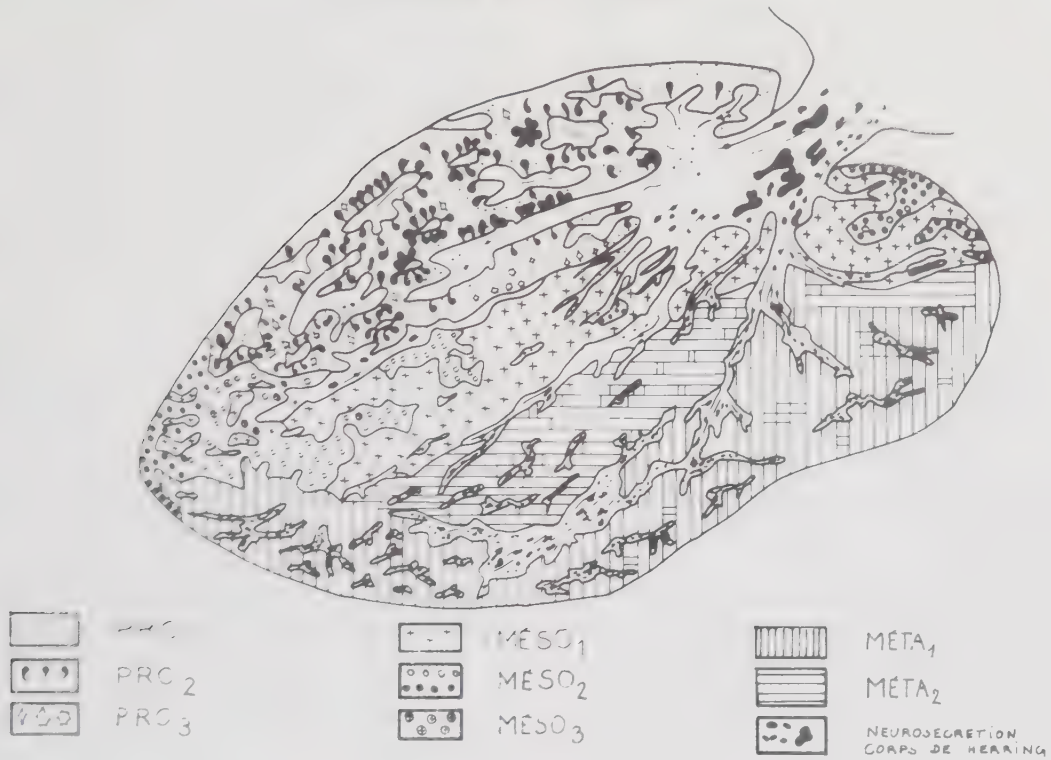
c2. - Les cellules acidophiles (ou de type 2) de la méta-adénohypophyse.

Les cellules de ce type sont principalement groupées contre la méso-adénohypophyse en une large coulée dorso-ventrale. Néanmoins une grande quantité d'entre elles se trouve localisée dans les régions postérieures du lobe mais toutefois en petits groupes ou isolées, intimement mélangées avec les cellules HPb-positives.

La charge en granules est très variable. Cependant, cette simple étude préliminaire ne permet pas de déterminer dans quelle mesure elle peut être soumise à des modifications saisonnières. Le plus souvent elle est assez faible et le cytoplasme, grisâtre au tétrachrome de Herlant, apparaît piqueté de fines granulations érythro-sinophiles peu abondantes. Chez certains animaux, les granules, par contre, peuvent être grossiers et abondants.

Les divers colorants acides utilisés, et spécialement la fuchsine du trichrome de Masson, révèlent tous l'acidophilie de ces cellules. Par ailleurs leur cytoplasme se colore en rose et présente des granules jaunes après

RÉPARTITION DES TYPES CELLULAIRES HYPOPHYSE DE LA TANCHE



AFFINITÉS TINCTORIALES

		PRO-ADÉNOHYPOPHYSE			MÉSO-ADÉNOHYPOPHYSE		MÉTA-ADÉNOHYPOPHYSE	
TYPES CELLULAIRES		PRO ₁	PRO ₂	PRO ₃	MÉSO ₁	MÉSO ₂	MÉTA ₁	MÉTA ₂
COLORANTS CATIONIQUES ANIONIQUES MÉTALLIQUES NON MÉTALLIQUES NATUELS SYNTHÉTIQUES D'ORIGINE VÉGÉTALE D'ORIGINE ANIMALE D'ORIGINE MINÉRALE	ÉRYTHROSINE	+++	+		+++			++
	ORANGE S	+			++			+
	BLEU D'ANILINE		++ violettes	+++		+++	+	
	BLEU D'ALIZARINE		++ pourpres					
	BLEU ALCIAN			+++		++		
	PAS			+++		+++		+
	ALDÉHYDE FUCHSINE			+++		++		
	HÉMATOXYLINE CHROMIQUE			+++		+		
	THIONINE			+++		++		
	PARALDÉHYDE			+++		++		
	JAUNE NAPHTOL S	+			++			+
	HÉMATOXYLINE PLUMBIQUE		+++				+++	

coloration au PAS-orangé G. La P.A.S.-positivité de ces cellules, bien que faible, est donc établie.

Le noyau est toujours volumineux, très globuleux ou ovoïde. La chromatine y est fine et en quantité réduite. Il est constant d'observer des noyaux plus gros et très bien nucléolés dans la grande plage cellulaire antérieure sur coupes sagittales. Ces aires de cellules activées sont grandes et délimitées par les paquets de fibres de la *pars nervosa* avec leurs manchons plus ou moins continus de cellules HPb-positives.

IV — DISCUSSION : LES TYPES CELLULAIRES DE L'ADENOHYPOPHYSE DES TELEOSTEENS ET LEUR REPARTITION. COMPARAISON AVEC L'ADENOHYPOPHYSE DE LA TANCHE.

Nous rapportons ici quelques données concernant la composition cellulaire des différents lobes de l'adénohypophyse de Téléostéens, et nous leur comparons les résultats obtenus chez la Tanche. Les observations d'ordre physiologique, pathologique ou expérimental qui ont parfois permis d'attribuer une signification fonctionnelle aux divers types cellulaires seront brièvement citées.

1 — LA PRO-ADENOHYPOPHYSE

a. Les cellules acidophiles.

Les cellules érythrosinophiles semblent être les constituants essentiels du parenchyme glandulaire de tous les Téléostéens.

Il existe cependant une exception chez *Heteropneustes fossilis* où la zone antérieure de l'hypophyse est chromophobe. Les cellules érythrosinophiles sont alors décrites dans la méso-adénohypophyse (SUNDARARAJ, 1959 ; 1969). Chez *Lota lota*, nous avons pu observer quelques cellules de ce type dispersées parmi les orangeophiles, mais elles restent toutefois abondamment représentées dans la pro-adénohypophyse (observation personnelle non publiée).

Si dans la majorité des cas, l'arrangement compact des cellules ne forme pas de cavités dans la PDR, (pars distalis rostrale) il peut exister parfois, une disposition folliculaire de ces éléments. Ils sont alors arrangés en vésicules épithéliales creuses dont la taille est extrêmement variable selon les espèces. Lorsque la cavité rostrale, qui peut être unique et géante, communique avec la cavité buccale, on est en présence d'un troisième type d'organisation de la PDR, dit "à canal bucco-hypophysaire".

La persistance de ce canal est un caractère très archaïque qui se rencontre dans l'hypophyse des Brachioptérygiens (genres *Polypterus* et *Calamoichthys*), (KERR, 1968 ; LAGIOS, 1968),

mais aussi chez les Clupéiformes les plus primitifs. Ainsi chez *Elops machnata* (*E. saurus*), la cavité rostrale unique, bordée dorsalement par les cellules arrangées en replis épithéliaux, communique avec la cavité buccale par un conduit bucco-hypophysaire (OLSSON, 1958 ; 1968). Comme si les replis épithéliaux se refermaient, la cavité rostrale hypophysaire se résout dorsalement en une série de tubes (*Chanos chanos*, *Albula vulpes*, OLSSON, 1968), qui peuvent communiquer avec le restant de la cavité, lui-même fragmenté en gros follicules (*Pellonula vorax*, OLSSON, 1968). La communication avec la cavité buccale ne persiste plus que parfois chez la larve (*Chanos chanos*, TAMPI, 1953 ; OLSSON, 1968).

Ce système de cavités se résorbe finalement en un système de nombreux follicules chez les Salmonidés : *Salmo* (OLIVEREAU, 1954 ; KAWAMOTO, 1967) *Plecoglossus* (HONMA et SUZUKI, 1968) etc... mais aussi chez les Apodes : *Murena* (BUGNON, 1960 a), *Anguilla*, *Conger* (OLIVEREAU, 1963 b ; KNOWLES et VOLLRATH, 1966 a), *Oxyconger*, *Astroconger*, *Muraenesox* (KAWAMOTO, 1967). Par contre, l'arrangement folliculaire des cellules ne se rencontre pratiquement pas chez les Cypriniformes, pourtant classés entre les deux groupes précédemment cités, à l'exception toutefois de *Notemigonus crysoleucas* (SCRUGGS, 1939) et *Glyptothorax pectinatus* (PANT et KHANNA, 1968) où les cellules acidophiles rostrales sont arrangées en petits follicules pleins, complètement dépourvus de cavité centrale.

A l'inverse, des Téléostéens placés parfois très haut dans la classification peuvent présenter des cellules acidophiles pro-adénohypophysaires disposées en rosette. C'est le cas des *Tetraodontidae* du genre *Fugu* (KAWAMOTO, 1967). De telles cellules seraient cependant chromophobes chez *Fugu niphobles* (CHIBA et HONMA, 1973). Il semble toutefois que la position systématique de cette famille ne soit pas déterminée avec certitude.

Ainsi, les cavités folliculaires des Poissons sont considérées comme des résidus de la cavité hypophysaire. Mais la cavité hypophysaire elle-même peut avoir diverses origines : elle peut résulter de l'invagination de l'épithélium stomodéal en une véritable poche de Rathke (Brachioptérygiens, Clupéiformes primitifs) ou du creusement d'une cavité schizocoelique dans le bourgeon adénohypophysaire compact (*Salmo*). Les cavités folliculaires peuvent parfois elles-mêmes, de cette façon, se former indépendamment *de novo*, ou bien même, les follicules peuvent bourgeonner les uns à partir des autres (BUCHMANN, 1940). Pour OLSSON (1968), ces différentes voies de formation de ces cavités ne contredisent pas leur parenté philogénétique avec la fente hypophysaire des Vertébrés Supérieurs.

La disposition des cellules érythrosinophiles de la pro-adénohypophyse de la Tanche est donc de type compact.

De nombreux arguments permettent à l'heure

actuelle de les considérer comme prolactiniques bien que la molécule élaborée ne s'identifie pas exactement à la prolactine mammalienne. Un certain nombre d'effets physiologiques de cette hormone manque lorsqu'elle est expérimentée sur divers organes des Oiseaux ou des Mammifères. Par contre, une anti-prolactine mammalienne marque, par immunofluorescence, les cellules acidophiles de la pro-adénohypophyse des Téléostéens (ALER, 1970, 1971 a et b). La molécule est donc vraisemblablement plus courte car, de plus, la prolactine mammalienne corrige un certain nombre de perturbations physiologiques dues à l'hypophysectomie des Téléostéens.

Quelques-uns des arguments en faveur de l'élaboration de prolactine par les cellules acidophiles de la pro-adénohypophyse des Téléostéens seront développés ultérieurement. Chez la Tanche, certains comportements analogues de ces cellules dans diverses conditions expérimentales, seront rapportés.

b. Les cellules hématoxyline au plomb-positives ou cellules de la bandelette dorsale pro-adénohypophysaire.

Après les colorations trichromique ou tétrachromique, les affinités tinctoriales de ces cellules semblent variables selon les espèces. Chez *Poecilia* sp. (OLIVEREAU et BALL, 1963 ; BALL et OLIVEREAU, 1966) de tels éléments cellulaires sont chromophobes. Selon toute vraisemblance, ce sont les mêmes éléments cellulaires qui apparaissent également chromophobes chez les Mugilidés (STAHL, SEITE et LERAY, 1960). Chez *Zoarcas viviparus* (ÖTZAN, 1966) et *Fugu niphobles* (CHIBA et HONMA, 1973) les cellules équivalentes sont acidophiles. Par contre, chez diverses espèces d'eau douce et d'eau de mer (BUGNON, 1960 b et a) et chez *Anoptichthys jordani* (MATTHEIJ, 1968 a) elles apparaissent amphophiles.

Chez la Tanche, nous avons rencontré une semblable amphophilie pour ces cellules à la fois érythrocinophiles et bleu d'aniline-positives. Chez l'Anguille, OLIVEREAU (1964 a) signale une forte affinité des cellules de ce type pour le bleu acide d'alizarine ainsi qu'une faible érythrocinophilie. Une coloration violette à pourpre est également décrite par cet auteur pour une espèce voisine de la Tanche, le Gardon (OLIVEREAU, 1969 a).

Chez de nombreuses espèces, OLIVEREAU (1964 a, 1970 a) montra que de telles cellules sont colorées électivement dans la *pars distalis* proximale par l'hématoxyline au plomb selon Mac Conaill. Pourtant cette coloration est plus ou moins vive parmi les diverses espèces. Elle marque en bleu noir les granules intracytoplasmiques chez l'Anguille et le Cyprin (OLIVEREAU, 1964 a), chez *Anoptichthys jordani* (MATTHEIJ, 1968 a) et chez la Tanche. Par contre les cellules ne sont que

faiblement colorées en gris chez les Cyprinodontes (OLIVEREAU, 1964 a ; CHAMBOLLE, 1969) et chez les Salmonidés (OLIVEREAU, LAROCHE et WOODALL, 1964). L'affinité plus discrète pour l'hématoxyline au plomb correspond à une plus faible coloration par le bleu d'alizarine dans ces derniers cas.

Dans l'hypophyse de *Gasterosteus aculeatus*, VAN MULLEM (1959) décrit des cellules amphophiles, pourpres à l'azan, disposées de façon jointive en bordure de la membrane basale au contact de la *pars nervosa*. En raison de cette disposition et de cette localisation particulière, l'auteur les nomme "dorsal lining cells". C'est ce mode de répartition qui se rencontre chez de nombreux Téléostéens. Ainsi ces cellules correspondent à la définition de "cellules de la bandelette dorsale" qu'elles soient disposées en une ou quelques assises cellulaires comme c'est le cas chez l'Anguille (OLIVEREAU, 1964 a), et divers Salmonidés (FAGERLUND, Mc BRIDE et DONALDSON 1968), ou en véritables amas dorsaux comme c'est le cas chez *Poecilia* (BALL et OLIVEREAU, 1966), *Xiphophorus* (SCHREIBMAN, 1964), *Zoarcas* (ÖTZAN, 1966), *Mugil* (OLIVEREAU, 1968 a). Dans les deux cas on peut constater que les digitations de la neurohypophyse dans la *pars distalis* rostrale sont pratiquement inexistantes ou très peu pénétrantes. Cette situation est particulièrement nette chez *Merluccius merluccius* (KERR, 1942), ou *Gasterosteus aculeatus* (LEATHERLAND, 1970 a). Quoi qu'il en soit, en aucune façon les ramifications n'atteignent la taille des grandes branches nerveuses qui traversent la pro-adénohypophyse chez *Parasilurus asotus* (KAWAMOTO, 1967), *Leuciscus rutilus* (SAMUELSON, FERNHOLM et FRIDBERG, 1967), *Cyprinus carpio* (IONESCU-VARO et CRISTIAN, 1968) ou chez la Tanche.

Cette intense et complète pénétration nerveuse de la pro-adénohypophyse semble se rencontrer souvent chez les Cypriniformes : *Scardinius erythrophthalmus*, *Barbus barbus* (BUGNON, 1960 b) et espèces citées plus haut. Il existe cependant des exceptions : par exemple *Glyptothorax pectinatus* (PANT et KHANNA, 1968) et *Clarias batrachus* (SATHYANESAN, 1969) qui sont deux Siluridés dont la délimitation entre la neuro-hypophyse et la *pars distalis* rostrale est parfaitement plate. Mieux, *Misgurnus anguillicaudatus* étudié par KAWAMOTO (1967) possède une *pars distalis* hypophysaire rostrale complètement séparée de la *pars nervosa* par la *pars distalis* proximale.

D'autre part, différentes espèces appartenant à d'autres ordres présentent également une hypophyse avec une *pars distalis* rostrale innervée jusque dans son extrémité la plus ventrale. C'est le cas de quelques Percomorphes : *Spondilisoma cantharus* (BUGNON, 1960 a), *Channa argus* (KAWAMOTO, 1967), *Trigla hirundo* (LAFAURIE et PAULI, 1970) et de Téléostodontiformes comme *Fugu rutripes* (KAWAMOTO, 1967).

Qu'advient-il des cellules de la bandelette dorsale dans ces

derniers cas ? Chez la Tanche nous avons vu qu'elles demeurent au voisinage de la neuro-hypophyse dans toutes les régions de la pro-adénohypophyse, mais sans former de bordure continue. De place en place, ces cellules peuvent former des figures en rosettes par leur disposition autour de sections transversales des ramifications nerveuses. OLIVEREAU (1964 a) rencontre chez le Congre une même disposition pseudo-folliculaire.

Chez *Carassius auratus*, les petites cellules anguleuses HPb-positives sont disséminées en petits îlots près du tissu neuro-hypophysaire entre les cellules érythrosinophiles et glycoprotéiques de la *pars distalis* rostrale (OLIVEREAU, 1962 a ; 1964 a).

Des cellules également fortement HPb-positives sont réparties isolément ou en petits groupes à proximité des ramifications de la *pars nervosa* dans toute la *pars distalis* de *Ameiurus nebulosus* selon SZABÓ et MOLNÁR, (1968). Leur assimilation à un type cellulaire unique est contestée par OLIVEREAU (1970 a) qui considère que chez ce Poisson-Chat toutes les cellules décrites par les précédents auteurs ne sont pas homologues des cellules HPb-positives de la *pars distalis* rostrale.

Ainsi, il apparaît clairement que l'aspect de bande cellulaire, dorsale dans la pro-adénohypophyse, ne se rencontre pas dans l'hypophyse de tous les Téléostéens, et la dénomination de ces cellules en "dorsal lining cells" de Van Mullem ne peut être généralisée.

Alors que BOCK (1928) considérait, chez l'Épinoche, ces cellules comme souche des acidophiles de la "pars anterior" (pro-adénohypophyse), VAN MULLEM (1959) réfute cette interprétation et reconnaît qu'elles possèdent, avec beaucoup de vraisemblance, une fonction sécrétoire sans préciser quelle sorte de stimuline pourrait être élaborée. Bien que ce dernier auteur ait considéré les cellules acidophiles du "transitional lobe" de l'Épinoche comme équivalentes des cellules C, la fonction corticotrope de ces cellules pro-adénohypophysaires est actuellement établie chez un certain nombre d'espèces. Les principaux arguments sont d'ordre expérimentaux et apportés par divers protocoles comme l'hypophysectomie, l'interrénalectomie pharmacologique ou chirurgicale, les injections de corticostéroïdes. Nous nous proposons de les développer ultérieurement.

Nota : Une importante exception à cette localisation des cellules corticotropes est rapportée par BODDINGIUS (1965) qui estime que chez *Salmo irideus*, l'élaboration de corticotropine est assurée par des cellules méta-adénohypophysaires.

c. Les cellules fuchsine paraldéhyde-positives.

Chez le Gardon (SAMUELSON, FERNHOLM et FRIDBERG, 1968 ; OLIVEREAU, 1969 a) et chez la Brème (Collection personnelle), les cellules étoilées, fortement colorables par la fuchsine paraldéhyde, présentent avec les digitations nerveuses qui pénètrent la pro-adénohypophyse des connexions

encore plus constantes que chez la Tanche. Cette localisation pro-adénohypophysaire existe également chez d'autres Cypriniformes : *Barbus barbus* et *Scardinius erythrophthalmus* (BUGNON, 1960 b), *Carassius auratus* (OLIVEREAU, 1962 a), *Glyptothorax pectinatus* (PANT et KHANNA, 1968). Elle semble particulière aux groupes les plus primitifs de Téléostéens (dont les Cyprinidés), à l'exception toutefois de *Coecobarbus geertsii* où les cellules analogues quoique rares et exiguës, sont décrites dans la méso-adénohypophyse (OLIVEREAU et HERLANT, 1954). En effet, de telles cellules se rencontrent en petits groupes, dispersés dans la pro-adénohypophyse à cavité rostrale ou folliculaire des Clupéiformes primitifs et des Apodes. Chez ces deux groupes, les cellules AF-positives sont intercalées entre les cellules érythrosinophiles à disposition folliculaire et présentent la forme de pétales (KNOWLES et VOLLRATH, 1966 b ; OLSSON, 1968).

Dans de nombreux cas elles sont localisées en bordure antérieure de la *pars distalis* proximale et peuvent parfois être groupées en îlots bien individualisés : *Mugil* (STAHL, 1963), *Pleuronectes* (BARR et HOBSON, 1964), *Embiotoca* (LAGIOS, 1965), *Scorpaena* (BUGNON, 1960 a), *Gobius*, *Serranus*, *Paracentropistis*, *Boops*, *Mullus*, *Trigla*, *Merluccius* (LAFAURIE et PAULI, 1970).

Un autre type de répartition existe chez les Cyprinodontes où les cellules qui ont les mêmes affinités tinctoriales pour la fuchsine paraldéhyde ou pour le bleu alcian, sont mêlées aux acidophiles de la région dorsale de la méso-adénohypophyse (OLIVEREAU et BALL, 1964).

Enfin, ces cellules peuvent être dispersées dans la méso-adénohypophyse dont les éléments acidophiles et cyanophiles sont eux-mêmes mélangés chez *Anoptichthys jordani* (MATTHEIJ, 1968 a).

Chez la Tanche, bien que la plupart des cellules de ce type se rencontrent dans la pro-adénohypophyse, bon nombre d'entre elles sont méso-adénohypophysaires. Cette situation a déjà été soulignée par OLIVEREAU (1963 a) et confirmée chez le Poisson Rouge par la microscopie électronique (LEATHERLAND, 1972).

Les cellules thyroïdiques et gonadotropes sont généralement considérées comme à la fois basophiles et PAS-positives parmi toutes les classes de Vertébrés. Au cours du développement, les cellules à T.S.H. sont les premières à apparaître. On dispose donc d'un moyen de les identifier en recherchant de telles cellules à sécrétion glycoprotéique chez de très jeunes Téléostéens. Elles sont ainsi révélées chez *Xiphophorus maculatus* d'une semaine (SCHREIBMAN, 1964), *Herichthys cyanoguttatus* de deux jours (BAKER, 1964) ou dès la parturition chez le vivipare *Lebistes reticulatus* (SOKOL, 1961). Cette apparition est simultanée à celle de follicules

thyroïdiens et précède largement la différenciation des autres cellules basophiles hypophysaires. OLIVEREAU (1968 a) a fait de semblables observations chez le Muge.

Le propyl-thiouracile entraîne la stimulation de ces cellules chez l'*Anoptichthys* jeune (MATTHEIJ, 1969). Les cellules sont alors pauvres en grains bleu alcian-positifs mais, inversement, l'administration de thyroxine entraîne une puissante inhibition de leur activité conformément au rétrocontrôle que l'hormone exerce dans les conditions physiologiques. Les drogues anti-thyroïdiennes permettent donc de faire réagir principalement une catégorie basophile de cellules soit de la pro-, soit de la méso-adénohypophyse. Les cellules thyrotropes sont ainsi identifiées chez de nombreuses espèces (SCOTT, 1953 ; ATZ, 1953 ; BARRINGTON et MATTY, 1955 ; SOKOL, 1961 ; SAGE, 1967 ; OLIVEREAU et BALL, 1963 ; PANDEY et LEATHERLAND, 1970).

Un tel résultat est obtenu par destruction de la thyroïde sous l'effet de l'administration de doses élevées d'iode radioactif chez l'Anguille et divers Salmonidés (OLIVEREAU, 1962 a ; 1963 a et b ; 1972 c ; OLIVEREAU LA ROCHE et WOODALL, 1964). Ces derniers auteurs ont obtenu par ailleurs une multiplication des cellules thyrotropes par une carence expérimentale en iode de la Truite.

Chez *Cichlasoma biocellatum*, les cellules qui réagissent surtout à la thyroxine, par une augmentation de la charge granulaire, n'ont en fait qu'une faible affinité pour le bleu alcian (MATTHEIJ, KINGMA et STROBAND, 1971).

Par contre, chez une espèce voisine de la Tanche, le Cyprin, LEATHERLAND (1972) par une étude histophysiologique détaillée en microscopie photonique et électronique montre que les cellules basophiles, PAS-et bleu alcian-positives de la *pars distalis* réagissent conformément à des cellules thyrotropes après traitement au PTU ou à la thyroxine. Elles correspondent par leurs affinités tinctoriales et leur localisation pro-adénohypophysaire et méso-adénohypophysaire aux cellules de type 3 de la pro-adénohypophyse que nous avons décrites chez la Tanche.

2 — LA MESO-ADENOHYPOPHYSE.

Ce lobe hypophysaire occupe parfois chez les Téléostéens un volume important dans l'hypophyse en même temps qu'il est constitué d'un fort pluralisme cellulaire. Chez la Tanche, la méso-adénohypophyse échappe à cette règle et n'occupe qu'une part modeste de la glande même lorsque les animaux sont matures et

comme nous le verrons (CHAPITRE SEPTIEME) en période d'activité sexuelle. De plus, les cellules glycoprotéiques, très bleu alcian-positives, sont localisées principalement en dehors de ce lobe qui ne comporte que deux types cellulaires.

Le confinement en position dorsale des cellules séreuses acidophiles et en position plutôt ventrale des cyanophiles que nous avons rencontré chez la Tanche, existe très distinctement chez les Cyprinodontes (SOKOL, 1961 ; OLIVEREAU et BALL, 1964 ; EMMART, PICKFORD et WILHELM, 1966 ; SAGE, 1967), chez le Muge (STAHL, 1963 ; OLIVEREAU, 1968 a), chez *Embiotoca jacksoni* (LAGIOS, 1965) ou, dans une moindre mesure, chez *Pleuronectes platessa* (BARR et HOBSON, 1964). Chez le Chabot, il existe également une telle répartition des types cellulaires de la méso-adénohypophyse (collection personnelle).

Parfois les cellules acidophiles et cyanophiles peuvent être étroitement mélangées dans toute la méso-adénohypophyse ; c'est le cas chez *Anoptichthys jordani* (MATTHEIJ, 1968 a). Une situation un peu analogue se rencontre chez *Lota lota* (collection personnelle).

a. Signification fonctionnelle des cellules acidophiles.

Chez les Téléostéens, l'existence d'une somatotropine analogue à l'hormone de croissance des Vertébrés Supérieurs est reconnue par JAMPOLSKY et HOAR (1954) et SWIFT et PICKFORD (1962). La prolifération des cellules acidophiles de la méso-adénohypophyse du Cyprin, chez les individus qui présentent une forte croissance du corps, peut indiquer que ce sont ces cellules qui sont responsables de la synthèse et la libération de STH (LEVENSTEIN, 1939). Des observations semblables ont été effectuées sur d'autres poissons en pleine croissance ; le Saumon (FONTAINE et OLIVEREAU, 1949 ; OLIVEREAU et RIDGWAY, 1962), l'Anguille (KNOWLES et VOLLRATH, 1966 b), l'Epinoche (LEATHERLAND, 1970 b).

Chez le jeune *Anoptichthys jordani*, ces cellules acidophiles se différencient les premières (MATTHEIJ, 1969). Elles se développent également progressivement après la naissance du Cyprinodonte vivipare, *Lebistes*, soit au début de la croissance ; mais leur apparition demeure postérieure à celles des acidophiles pro-adénohypophysaires (FOLLENIUS et PORTE, 1961 a).

Une atrophie des cellules acidophiles et une réduction de leur nombre, entraînées par l'auto-greffe de l'hypophyse, provoquent le ralentissement de la croissance de *Poecilia* (BALL, OLIVEREAU, SLICHER et KALLMAN, 1965). De même SAGE (1965) observe un effet inhibiteur du P.T.U. sur la croissance de *Lebistes* associé à l'accumulation de granules acidophiles dans des cellules méso-adénohypophysaires, qu'il identifie donc

comme élaboratrices de somatotropine. D'autre part, des expériences d'ablations partielles de l'hypophyse de *Poecilia* montrent que les cellules acidophiles méso-adénohypophysaires sont responsables de la croissance normale (BALL, 1965 b).

L'activité fonctionnelle de ces cellules se maintient au delà de la croissance. Leur rôle hormonal intervient en effet dans certaines corrections métaboliques de l'organisme, tendant en particulier à contrôler la glycémie.

La résistance au jeûne est essentielle pour la survie des espèces, et en particulier des Poissons, dont certains ne s'alimentent pas au moment de la reproduction, (période de fortes dépenses énergétiques) associée à de longues migrations. Le glucose sanguin doit être maintenu pour alimenter les organes non insulino-dépendants, c'est-à-dire consommateurs stricts de ce sucre, comme le cerveau. Un certain nombre de réajustements physiologiques ne se produisent alors qu'en présence d'hypophyse.

En effet, le jeûne entraîne une augmentation lente du taux d'hormone somatotrope dans le sérum. Cette hormone se comporte en antagoniste de l'insuline vis-à-vis de la glycémie car les préparations de S.T.H. empêchent l'oxydation périphérique du glucose dans les tissus insulino-dépendants et le ménagent donc pour l'encéphale qui en est utilisateur obligatoire (cf. TEPPERMAN, 1968).

Une forte stimulation des cellules hypophysaires orangéophiles peut être observée chez certains Mammifères hibernants (FIROD et DUBOIS, 1969). OLIVEREAU (1970 b) décrit une dégranulation des cellules acidophiles de la *pars distalis* proximale chez la Carpe soumise à un jeûne de 8 mois ou chez l'Anguille après 10 à 24 mois de privation de nourriture.

FALKMER et MATTY (1966) ont tenté sans succès de caractériser, inversement, les cellules adénohypophysaires élaboratrices d'un principe diabétogène en provoquant un diabète expérimental chez *Cottus scorpius* par insulectomie, nourriture forcée ou injection de somatotropine mammalienne.

Ainsi, la réaction de ces cellules au jeûne peut apparaître comme la preuve histophysiologique de leur sécrétion de STH bien qu'elles ne soient pas obligatoirement les seules mobilisées. En effet la corticotropine a un rôle direct sur la mobilisation des lipides et l'existence d'une hormone lipolytique est parfois envisagée.

b. Signification fonctionnelle des cellules cyanophiles.

L'hypophyse des Téléostéens est indispensable chez le mâle pour la multiplication des spermatogonies

(PICKFORD et ATZ, 1957) mais aussi pour la spermiogénèse et le comportement de frai (YAMAZAKI et DONALDSON, 1968 a). Chez la femelle également, la sécrétion d'une gonadostimuline est nécessaire pour l'ovogénèse et la vitellogénèse, comme le démontre l'effet inhibiteur à cet égard de l'hypophysectomie (VIVIEN, 1939 BARR, 1963 ; Mc BRIDE et VAN OVERBEEKE, 1969) et l'effet restaurateur des injections d'extraits hypophysaires (BARR, 1963 ; YAMAZAKI et DONALDSON, 1968 b).

Les cellules cyanophiles de la méso-adénohypophyse sont très généralement considérées comme élaboratrices de cette gonadotropine. De telles cellules sont rondes, fortement cyanophiles et présentent fréquemment une ou deux grandes vacuoles en période d'inactivité sexuelle (ROBERTSON et WEXLER, 1962 a et b ; OLIVEREAU, 1967 a). Par contre elles sont stimulées durant la spermatogénèse ou au début de la vitellogénèse. La dégranulation des cellules dans cette période d'activité sexuelle n'est cependant observée que chez la femelle d'*Anoptichthys jordani*, à l'exclusion du mâle (MATTHEIJ, 1970).

En raison d'affinités tinctoriales différentes parmi ces cellules cyanophiles, deux types de gonadotropes sont parfois décrits dans la méso-adénohypophyse des Téléostéens (OLIVEREAU et HERLANT, 1960 ; OLIVEREAU, 1961 ; 1967 a ; 1968 a ; OLIVEREAU et RIDGWAY, 1962 ; LERAY, 1968). La microscopie électronique confirme cette dualité chez l'Anguille (KNOWLES et VOLLRATH, 1966 b), *Zoarcas viviparus* (ÖZTAN, 1966) ou le Cyprin (LEATHERLAND, 1972).

Par contre, un seul type de cellules cyanophiles est décrit dans ce lobe chez *Embiotoca jacksoni* (LAGIOS, 1965), *Onchorhynchus nerka* (VAN OVERBEEKE et Mc BRIDE, 1967 ; Mc BRIDE et VAN OVERBEEKE, 1969 a), *Cymatogaster aggregata* (LEATHERLAND, 1969). D'ailleurs les fractions chimiques d'extraits d'hypophyse de la Carpe (BURZAWA-GERARD, 1969) ou du Saumon (YAMAZAKI et DONALDSON, 1968 a et b) ne permettent d'identifier qu'une seule gonadotropine.

Chez la Tanche, la discrimination des cellules cyanophiles de la méso-adénohypophyse en deux catégories, mises à part les cellules fuchsine-paraldéhyde-positives "échappées" de la pro-adénohypophyse, n'est pas établie avec certitude.

3 — LA META-ADENOHYPOPHYSE

Chez les Téléostéens ce lobe est toujours étroitement interpénétré par la neurohypophyse. L'intrication des fibres nerveuses y est telle qu'il est préférable de

considérer cette région comme un *lobe neuro-intermédiaire*. Chez la Tanche les protrusions neuro-hypophysaires qui pénètrent la méta-adénohypophyse sont nombreuses et profondes. Ce lobe correspond donc au type 3 défini par KAWAMOTO (1967).

Quelle que soit la densité de la pénétration nerveuse de cette zone, la dualité cellulaire de sa composition chez les Téléostéens ne fait actuellement plus de doute. Il reste cependant difficile d'établir les équivalences entre les types cellulaires définis chez les diverses espèces avec les colorations habituelles. Ainsi BELL (1938), SRUGGS (1939), KERR (1942), MATTY et MATTY (1959) SATHYANESAN (1960), PANT et KHANA (1968) rencontrent à la fois dans la méta-adénohypophyse de différentes espèces, des cellules acidophiles, des cyanophiles et des chromophobes. Par contre, FOLLENIUS et PORTE (1960), BUGNON (1960 b) ou KAWAMOTO (1967) ne décrivent que deux types cellulaires ; l'un acidophile, l'autre chromophobe. Chez d'autres espèces de Téléostéens, OLIVEREAU et HERLANT (1960), BUGNON (1960 a), LAGIOS (1965), LAFAURIE et PAULI (1970) rencontrent dans la méta-adénohypophyse des cellules cyanophiles et des chromophobes. Il semble, en fait, qu'on puisse considérer que les cellules chromophobes correspondent à un stade particulier du fonctionnement des cellules acidophiles ou basophiles suivant les cas.

D'autre part, chez les Salmonidés, OLIVEREAU (1954), ROBERTSON et WEXLER (1962 a et b), VAN OVERBEEKE et Mc BRIDE (1967) ne décèlent dans la méta-adénohypophyse que des cellules acidophiles.

En introduisant la technique à l'hématoxyline au plomb de Mac Conaill pour colorer le lobe intermédiaire, STAHL (1958) démontre la dualité cellulaire de cette région de l'hypophyse du Muge où il existe un type de cellules colorable par l'hématoxyline et un autre négatif à la coloration. OLIVEREAU (1964 a) généralise l'emploi de cette méthode pour l'observation de la *pars distalis*. Par la suite cet auteur (1965) put constater la réaction P.A.S. - positive des cellules du lobe intermédiaire, hématoxyline au plomb-négatives. Il préconise de faire précéder la coloration de Mac Conaill par réaction du P.A.S. pour obtenir la démonstration de ces deux catégories de cellules en même temps qu'une belle préparation, bien contrastée.

Chez la Tanche, ces deux types cellulaires sont ainsi aisément retrouvés. Ce sont les petites cellules anguleuses qui fixent fortement l'HPb tandis que les grandes cellules acidophiles apparaissent "brique" au PAS-orangé G.

L'intensité de la réaction PAS-positive de ces dernières cellules semble forte chez l'Anguille comparativement aux autres espèces dont la Tanche spécialement (OLIVEREAU, 1967 et collection personnelle). En outre, ces cellules y sont plus petites que les cellules HPb-positives, contrairement à la situation qui existe chez la Tanche en dehors de la période d'activité sexuelle.

Généralement ce sont les cellules HPb-positives qui sont au voisinage de la *pars nervosa* alors que les cellules PAS-positives restent à l'intérieur des cordons cellulaires. Il existe toutefois des exceptions où la situation est inversée (Muge, Gardon, OLIVEREAU, 1969 a). Les cellules HPb-positives conservent fréquemment malgré tout un fin prolongement cytoplasmique qui reste au contact de la basale. Il existe à cet égard deux zones bien distinctes dans la méta-adénohypophyse de la Tanche. Dans l'une les cellules PAS-positives sont bien centrales ; c'est la région antérieure de la méta-adénohypophyse. Dans l'autre, cet ordre est profondément bouleversé, c'est la région caudale ou périphérique. Il est tout à fait remarquable que cette systématisation corresponde au degré de pénétration de la neurohypophyse : les protrusions de tissu nerveux sont rares dans la première zone alors qu'elles abondent et sont très ramifiées dans la seconde. De façon identique, il existe chez la Brème (*Abramis brama*, collection personnelle) des plages importantes de la méta-adénohypophyse non découpées par le lobe neural, et les cellules HPb-positives sont bien localisées en bordure des cordons. Par contre, chez le Poisson-Chat (*Ictalurus melas*, collection personnelle), la méta-adénohypophyse est finement divisée par les branches de la neurohypophyse et les cellules HPb-positives sont disposées de façon tout à fait anarchique par rapport aux autres cellules. La méta-adénohypophyse de la Tanche présente donc ces deux dispositions juxtaposées.

a. Les cellules hématoxyline au plomb-positives.

Les cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse des Téléostéens sont considérées par OLIVEREAU (1963 a, 1964 a) comme responsables de la sécrétion d'hormone mélanostimulante (M.S.H.). L'auteur considère que l'élaboration de corticotropine est exclusivement le fait de la *pars distalis* de l'hypophyse et que l'affinité pour l'hématoxyline au plomb des cellules corticotropes et mélanotropes est probablement due à la séquence d'acides aminés commune aux deux hormones.

OLIVEREAU (1971) résume les diverses conditions naturelles ou expérimentales au cours desquelles l'étroite corrélation entre l'état d'activité de ces cellules et la pigmentation de l'Anguille est observée. Les individus à livrée assombrie ont dans le lobe intermédiaire les cellules HPb-positives plus actives que chez ceux qui ont une pigmentation plus claire. Les anguilles à maturité sexuelle naturelle, ou provoquée, noircissent en même temps que sont stimulées ces cellules méta-adénohypophysaires. Ces mêmes cellules sont également activées par injection de métopirone (OLIVEREAU, 1965) ou de réserpine réductrice des mono-amines hypophysaires inhibitrices (OLIVEREAU, 1963 c ; 1972 b). Dans les deux cas, la pigmentation

devient sombre sous l'effet d'une hypersécrétion d'inter-médine. Inversement, le cortisol réduit l'activité des cellules HPb-positives du lobe intermédiaire et la pigmentation devient aussi pâle que celle de l'Anguille hypophysectomisée (OLIVEREAU, 1966 a ; 1972 a).

L'autogreffe de l'hypophyse de l'Anguille maintient la pigmentation de l'individu pendant que les cellules PAS-positives du transplant régressent et que les cellules HPb-positives persistantes apparaissent, pour cette raison, responsables de la sécrétion de M.S.H. (OLIVEREAU, 1969 b).

b. Les cellules PAS-positives.

Le pâlissement de l'Anguille traitée par le cortisol laisse les cellules PAS-positives du lobe intermédiaire non modifiées (OLIVEREAU, 1972 a). Ce résultat se pose à nouveau en contradiction avec l'hypothèse de l'existence d'une hormone antagoniste à la M.S.H. ou hormone mélano-contractante (MCH, cf. MELLINGER, 1963) et *a fortiori* de son élaboration par les cellules intermédiaires HPb-négatives, comme le suggérait STAHL (1958).

KNOWLES et VOLLRATH (1966 a) montrent que chez des anguilles assombries par un éclairage permanent sur fond noir, il apparaît un grand nombre de cellules PAS-positives dans le lobe intermédiaire. La contre-expérience qui consiste à provoquer la mélanocytoconcentration par un éclairage similaire sur fond blanc entraîne une disparition presque totale de ces éléments cellulaires. Les auteurs ne mentionnent pas ce qu'il advient de l'autre catégorie de cellules, présente dans le lobe intermédiaire, dont ils reconnaissent pourtant l'affinité pour l'hématoxyline au plomb. Cependant BAKER (1963, 1972) obtint des résultats contradictoires chez diverses espèces quant à la réactivité des deux types cellulaires à des conditions expérimentales similaires.

L'intervention des élaborations hormonales de ces cellules dans les mécanismes régulateurs de l'homéostasie hydro-minérale est soupçonnée chez l'Anguille (OLIVEREAU, 1967) et le Muge (OLIVEREAU, 1968 a) où elles sont fortement stimulées par la diminution de la salinité ambiante. Inversement, l'élévation de la salinité du milieu d'élevage entraîne leur mise au repos. De semblables observations concernent également *Anguilla japonica* et *Oryzias latipes* (cf. OLIVEREAU et BALL., 1970).

Les cellules PAS-positives du lobe intermédiaire réagissent chez l'Anguille après traitement par la métopirone qui inhibe de nombreuses hydroxylations de la corticostéroïdogénèse (OLIVEREAU, 1965 ; 1967 b). Il semble que cette réaction puisse être reliée à une perturbation de l'homéostasie hydrique liée à divers facteurs : un blocage des hormones interrénaliennes, une altération du système préoptico-hypophysaire et une dégénérescence de l'épithélium des portions distales du néphron (OLIVEREAU, 1965).

V — RESUME

Sept types cellulaires sont morphologiquement définis dans l'adénohypophyse de la Tanche. Dans la pro-adénohypophyse, on distingue trois catégories de cellules : des érythrosinophiles ; des amphophiles, par ailleurs bien mises en évidence par l'hématoxyline au plomb (HPb) ; des cyanophiles. La mésoadénohypophyse semble constituée d'au moins deux types de cellules : des orangéophiles et des cyanophiles. La méta-adénohypophyse comporte deux sortes de cellules : des cyanophiles, colorables également par l'HPb, et des acidophiles, par ailleurs faiblement PAS-positives. Leurs affinités tinctoriales et leur localisation sont comparées à celles des types cellulaires décrits chez quelques espèces de Téléostéens et chez lesquels divers arguments relatifs à leur signification physiologique ont été, ici, brièvement rapportés.

Remarque :

Les interprétations fonctionnelles de divers types de cellules de l'adénohypophyse des Téléostéens, autorisées par des résultats le plus souvent expérimentaux, semblent confirmées chez certaines espèces par l'identification immunohistochimique de ces catégories cellulaires ; c'est le cas des cellules à prolactine (EMMART, PICKFORD et WILHELMI, 1966 ; Mc KEOWN et VAN OVERBEEKE, 1969 ; ALER, 1970 ; 1971 a et b), des cellules corticotropes, somatotropes et gonadotropes (Mc KEOWN et VAN OVERBEEKE, 1969 ; 1971). Chez l'Epinoche, les cellules méta-adénohypophysaires, colorables par l'HPb sont révélées par immunofluorescence après fixation d'anticorps de lapin anti — α — MSH de synthèse (FOLLENIUS et DUBOIS, 1974). Chez la Tanche nous avons également tenté de caractériser, *in situ* les stimulines de diverses catégories cellulaires de l'adénohypophyse par quelques anticorps dirigés contre des hormones ou des fractions d'hormones peptidiques de synthèse (ROMAIN et BUGNON, à paraître).

CHAPITRE DEUXIEME

INTERRENAL DES TELEOSTEENS ET INTERRENAL DE LA TANCHE

I – L'INTERRENAL DES TELEOSTEENS, HOMOLOGUE DU CORTEX SURRENAL DES VERTEBRES SUPERIEURS.

En 1956, GIORDANO émettait l'opinion que le tissu interrénal des Téléostéens n'est qu'un épithélium faiblement phaeochrome, voisin du véritable tissu chromaffine, tandis que les corpuscules de Stannius représentent l'homologue du cortex surrénal. Cet auteur rejoignait ainsi curieusement les positions constantes de DIAMARE (1895-1935) alors que de sérieux arguments morphologiques, embryologiques et expérimentaux contredisaient, bien avant cette date, cette interprétation fonctionnelle de l'interrénal et des corpuscules de Stannius. Ceci nous montre que, jusque dans un passé récent, le site élaborateur des corticostéroïdes chez les Téléostéens ne semblait pas être solidement déterminé.

En fait, cette incertitude est révélatrice de l'ampleur d'un problème aux questions multiples, et l'interprétation erronée de GIORDANO nous apparaît finalement comme la conséquence de la grande confusion existant dans la littérature. En effet, différentes formations (qui se présentent elles-mêmes parfois sous des aspects morphologiques variables selon les espèces) ont été considérées, tour à tour, comme homologues de la surrénale chez les Téléostéens. De plus, les comparaisons de ces formations entre les autres groupes de Poissons, Dipneustes et surtout Elasmobranches, compliquèrent considérablement la signification fonctionnelle de ces différents tissus, dont l'interrénal.

Les données historiques, essentiellement morphologiques et embryologiques de ces problèmes, sont parfaitement bien rapportées par VAN OVERBEEKE (1960) et nous ne présentons tout d'abord que les grandes lignes de sa revue sur cette question. Nous essaierons d'apporter ensuite une synthèse des arguments récents (histochimiques, biochimiques et histophysiologiques) qui établissent l'homologie fonctionnelle : interrénal-cortex surrénal.

1) ARGUMENTS MORPHOLOGIQUES ET EMBRYOLOGIQUES

C'est le rein céphalique qui, globalement, fut la première

fois considéré comme la glande surrénale des Cyprinidés par RATHKE (cf. VAN OVERBEEKE, 1960) probablement en raison de sa conformation en deux lobes volumineux dans cette famille de Téléostéens, et de sa position topographique par rapport au mésonéphros. Puis Stannius (1839) considéra que des formations globuleuses, proches de la région postérieure du rein, dont il avait fait la découverte, représentaient selon toute vraisemblance les surrénales bien qu'il ne pût jamais les rencontrer chez le Hareng.

Cette recherche se poursuivit ensuite, chronologiquement, chez les Poissons Cartilagineux où RETZIUS (1819) avait montré l'existence du "corps jaune" situé entre les deux reins. Les deux rangées de "corps auxillaires", en continuité morphologique avec les ganglions sympathiques, furent découverts par LEYDIG (1852) qui les considère d'abord comme les capsules surrénales ; puis il pensa que ces formations et le corps jaune de Retzius pouvaient constituer un seul système analogue à la capsule surrénale des Vertébrés Supérieurs, quoique les constituants cortical et médullaire fussent anatomiquement séparés. BALFOUR (1878) trouva que le "corps jaune" était l'équivalent du cortex surrénal et, en raison de sa situation par rapport aux reins, l'appela organe interrénal.

Cette dissociation anatomique du système surrénal des Elasmobranches entraîna l'idée que chez les Téléostéens, d'une part, différentes formations épithéliales du rein céphalique (ou le rein céphalique lui-même) et d'autre part, les organes ovoïdes décrits par Stannius pouvaient représenter suivant les auteurs, tantôt la médullaire, tantôt le cortex.

Ainsi, WELDON (1885) considéra que des structures épithéliales situées à l'intérieur du rein céphalique représentaient la surrénale. GOSGLICK (1885) montra que l'épithélium du rein céphalique n'était, en fait, constitué que de résidus de tubules pronéphritiques disparaissant chez l'adulte. On ne peut être sûr que cet épithélium soit le même que celui qui fut cité par WELDON. Par contre, GOSGLICK établit la similitude des développements embryologiques du cortex surrénal (mammalien) et du tissu propre du rein céphalique. De plus, l'absence d'innervation, dans les deux cas, le poussa à considérer comme semblables les deux formations, bien que, préalablement, BALFOUR (1882) soutînt que ce tissu fut érythro- ou lymphopoïétique. Influencé par la situation particulière des Chondrostéens, il considéra que les formations décrites par Stannius représentaient dans ces conditions la médullaire, d'autant plus que leur aspect histologique chez la Carpe lui semblait identique à celui de cette zone surré-

nalienne des Vertébrés Amniotes.

DIAMARE (1895), dont nous avons déjà évoqué les conceptions au début du chapitre, introduisant le terme de "corpuscules de Stannius", considéra ces formations comme les homologues du cortex surrénal sur la base de leur vascularisation, leurs relations topographiques avec le rein et leur analogie de structure histologique avec l'interrénal de BALFOUR (c'est-à-dire des Chondrostéens).

VINCENT (1897) partagea cette conviction à la suite de résultats physiologiques obtenus après expérimentation sur ces diverses structures des deux grands groupes de Poissons. Ainsi il démontra que les corps suprarénaux des Elasmobranches (découverts par LEYDIG) sont les équivalents de la médullo-surrénale car leurs extraits sont hypertenseurs. Inversement, les extraits de l'interrénal de ces animaux étant dépourvus d'une telle propriété, il considéra cette glande comme cortico-surrénale. Les extraits des corpuscules de Stannius des Téléostéens se révélèrent également incapables de modifier la pression sanguine. Comme on considérait à l'époque que le cortex surrénalien n'avait que peu d'importance vitale, VINCENT, sur ces résultats négatifs, confirma les conclusions de DIAMARE et déclara que la zone médullaire des glandes surrénales n'avait pas d'équivalent chez les Téléostéens.

Pourtant, GIACOMINI (1905) démontra qu'un épithélium bordant des veines cardinales postérieures qui pénètrent le rein céphalique pouvait être considéré comme l'équivalent de la "substance médullaire". En effet, ces cellules présentent la réaction chromaffine après fixation par les mélanges comportant des composés de chrome. Cette réaction est identique à celle qu'avait obtenue, antérieurement, HENLE au niveau des cellules médullo-surrénales. Si cette démonstration reste valable pour le Poisson-Chat, il semble que l'existence de cellules chromaffines ne soit pas confirmée chez l'Anguille (CHAVIN, 1966) où OLIVEREAU (1963), cependant, les décrit, bien qu'elles soient difficilement identifiables.

GIACOMINI décela dans le rein céphalique, mis à part le tissu chromaffine, d'autres éléments épithéliaux dont la structure histologique et la vascularisation lui semblèrent identiques à celle des corpuscules de Stannius. Il considéra donc que les Téléostéens sont dotés d'un double système cortical dont il nomma les deux parties "interrénal antérieur" et "interrénal postérieur".

Le développement embryologique de ces deux formations épithéliales, comparé à celui du cortex surrénalien, vint modifier cette conception.

Comme il avait rencontré, en même temps que l'épithélium de l'interrénal antérieur, des tubes pronéphrétiques persistant chez l'adulte, GIACOMINI écarte la possibilité que ce tissu dérive du pronéphros. Ce qu'il confirma en montrant qu'il se développe latéralement et de part et d'autre du mésentère dorsal, à partir de l'épithélium coelomique.

L'origine embryologique des corpuscules de Stannius était démontrée par les travaux de HUOT (1898), et GIACOMINI (1922) aboutit également à la conclusion que, chez les représentants de deux familles de Téléostéens (les Lophobranches et les Salmonidés), ces formations dérivent du canal de Wolff. Ce qui n'est pas l'avis de SRDINKO (1908). GIACOMINI conclut finalement que les corpuscules de Stannius, glandes à sécrétion interne, sont de signification physiologie inconnue. RAMALHO (1923) suggéra, dans ces conditions, de ramener la dénomination d'interrénal des Téléostéens aux seules formations antérieures de GIACOMINI.

2 — ARGUMENTS HISTOCHIMIQUES

a - Les premiers résultats furent contradictoires.

La grande richesse en lipides purs, dits homoplasmiques, des cellules des différentes zones du cortex surrénal des Mammifères a été reliée à la fonction stéroïdogène de la glande. Ainsi les gouttelettes ou granules biréfringents en lumière polarisée, mis en évidence par les lysochromes, et isolés physiquement des autres constituants du cytoplasme, sont considérés comme substratum lipidique neutre du cholestérol et des cholestérides, précurseurs des stéroïdes.

Aussi, la recherche histochimique des graisses compte-t-elle parmi les premières tentatives pour élucider la fonction de l'interrénal des Téléostéens. La recherche du cholestérol, mais aussi de l'acide ascorbique et du glycogène, généralement présents dans le cortex surrénal, a donné lieu, comme celle des lipides, à des résultats contradictoires.

OGURI (1960) ne peut mettre en évidence ni lipides (cholestérol inclus), ni acide ascorbique au niveau de l'interrénal du Saumon, de la Carpe, du Cyprin et de *Parasilurus asotus*, alors que les réactions pour les lipides (Soudan III), le cholestérol (test de Schultz) et l'acide ascorbique (méthode de Deane et Morse) furent positives dans les corps interrénaux de trois espèces d'Elasmobranches. Il conclut que "d'un point de vue histochimique, les cellules interrénaliennes des Téléostéens sont uniques parmi les Vertébrés". CHESTER JONES (1957), se faisant le rapporteur des résultats inédits et négatifs de SPALDING sur l'interrénal des Salmonidés (pas de liposomes nets en lumière polarisée ou après "coloration" au Soudan, pas de cholestérol, réaction plasmale de Feulgen et Voit pour les acétalphosphatides négative, pas de phospholipides), exprime néanmoins l'opinion que les sécrétions peuvent être analogues aux élaborations corticales mais que leur synthèse passe par des voies peut-être différentes.

Il est vrai que la plupart des tentatives histochimiques antérieures, utilisant essentiellement les lysochromes, furent négatives pour la mise en évidence des lipides. Il en fut ainsi pour diverses espèces de Téléostéens étudiées par BECKER (1928), DIAMARE (1934), RASQUIN (1951), RASQUIN et ATZ

(1952), PICKFORD et ATZ (1957). La réaction apparut parfois positive mais sous forme vacuolaire ou diffuse dans le cas d'autres espèces (RAMALHO, 1921 ; OLIVEREAU et FROMENTIN, 1954 ; SPALDING cité par CHESTER JONES, 1957). Le premier, KRAUTER (1958) décrit la présence de véritables granules soudanophiles (Soudan B) dans les cellules interrénaliennes du poisson rouge bien que la réaction demeure négative chez *Umbra krameri*. Les résultats furent négatifs également à l'observation en lumière polarisée (SPALDING) ou après coloration au sulfate de bleu de Nil (RAMALHO, 1921), ou réaction à l'acide osmique (RAMALHO, 1921 ; RASQUIN, 1951) à l'exception des travaux antérieurs de COMOLLI (1914) mettant en évidence la présence, par ce réactif, de lipides non saturés.

Les phospholipides ne purent être mis en évidence que dans quelques cellules de l'interréal de l'Anguille par OLIVEREAU et FROMENTIN (1954) utilisant l'hématéine acide après post-chromisation selon BAKER. La même méthode aboutit à des résultats négatifs chez le Saumon (SPALDING).

Le cholestérol, recherché par la méthode histochimique de Liebermann-Schultz, ne put être mis en évidence ni par OLIVEREAU et FROMENTIN (1954), ni par OGURI (1960). Cette réaction fut appliquée en vain à l'interréal de la Tanche par MULON (1913).

La mise en évidence de l'acide ascorbique, fut tentée sans résultat à l'aide de méthodes cytochimiques utilisant la réduction du nitrate d'argent (RASQUIN, 1951 ; PICKFORD, 1953 ; PICKFORD et ATZ, 1957 ; SPALDING cité par CHESTER JONES, 1957 ; KRAUTER, 1958). Pourtant HÂTEY (1952) et FONTAINE et HÂTEY (1954, a et b) mirent en évidence l'acide ascorbique de l'interréal de l'Anguille, du Saumon et de la Murène par la méthode chimique de Koe et Kuether.

b - Des résultats postérieurs établissent la similitude biochimique de l'interréal et du cortex surrénalien.

CHAVIN et KOVACEVIC (1961) mirent en évidence dans les cellules interrénaliennes de *Carassius auratus*, la présence de gouttelettes lipidiques, colorées par le Noir Soudan, constituées de graisses neutres qui se colorent en rose-violet par le sulfate de bleu de Nil à chaud, et sont mises en évidence par l'Oil red O. Ces lipides sont extraits par la pyridine. La réaction est intense et les grains sont difficiles à observer après application du tétraoxyde d'osmium. Les auteurs mirent également en évidence des phospholipides par la méthode de Baker, mais la différenciation de l'hématoxyline par le borax-ferricyanure ne doit pas excéder quatre heures. La présence du cholestérol est elle-même démontrée par la méthode de Weber, Phillips et Bell modifiée, ainsi que celle de l'acide ascorbique par les deux méthodes, d'Eränko et de Giroud et Leblond. Par contre, ces deux constituants biochimiques font défaut lorsque le "stress" est évité par un sacrifice rapide (lorsque l'animal est tué en état de sommeil

par exemple).

En effet, LELOUP-HÂTEY (1957) a démontré chimiquement l'existence de réserves, faibles toutefois, de cholestérol dans le rein céphalique des Téléostéens. Ces réserves apparaissent comme très rapidement mobilisables par la stimulation corticotrope, d'où la difficulté de les mettre en évidence par les méthodes histochimiques.

D'autre part, les méthodes chimiques appliquées à la recherche de l'acide ascorbique montrent que le rein céphalique en est considérablement plus riche que le rein moyen ou caudal, dépourvu d'interréal (VON EULER et VON EULER, 1933 ; LUDÁNY, 1936 ; HÂTEY, 1952).

Il semble que les méthodes employées permettent la caractérisation des formes oxydées de la vitamine, lesquelles ne peuvent être mise en évidence par l'histochimie. Les réactions histochimiques positives, obtenues par CHAVIN et KOVACEVIC (1961) et CHAVIN et OLIVEREAU (1961) sont vraisemblablement dues aux précautions prises, lesquelles ont pour effet de maintenir l'acide ascorbique sous forme réduite (LELOUP-HÂTEY, 1964).

CHAVIN et KOVACEVIC (1961) mirent également en évidence la présence de glycogène par la coloration au carmin et la réaction du P.A.S. alors que OLIVEREAU et FROMENTIN (1954) obtinrent des résultats négatifs par la méthode de Mc Manus (P.A.S.) en ce qui concerne les polysaccharides chez l'Anguille.

Ces auteurs attribuent les contradictions et les échecs antérieurs aux modalités techniques d'application aux Téléostéens, des méthodes histochimiques utilisées habituellement pour les Vertébrés Supérieurs et aussi, comme nous l'avons vu, aux conditions physiologiques dans lesquelles les animaux sont placés. Ils concluent finalement à la similitude biochimique de l'interréal et du cortex surrénal.

Ces résultats furent confirmés par MAHON, HOAR et TABATA (1962) chez la même espèce, bien que la réaction de Schultz pour le cholestérol, n'apparût pas concluante.

CHAVIN (1966) reprit une étude systématique de l'histochimie interrénalienne de sept espèces dulçaquicoles, dont la Tanche, et de six espèces marines qui lui permit de généraliser ses conclusions concernant le Carassin. L'auteur montre en outre une forte auto-fluorescence des cellules de l'interréal de *Leuciscus rutilus* après fixation au formol salé, ce qui suggère la présence de pigment(s) lipoïde(s).

BANERJI et GHOSH (1966) mirent en évidence chez *Ophicephalus punctatus* une forte soudanophilie de l'interréal ainsi que la présence d'acétalphosphatides (résidus d'acides gras à liaison de type acétal) par la réaction plasmale de Feulgen. Par contre leur recherche du cholestérol et de l'acide ascorbique fut négative.

Enfin récemment, MATTHEIJ (1968 b) utilisant comme fixateur le Bouin-Hollande-sublimé n'obtint, dans le but de

caractériser les cellules interrénaliennes d'*Anoptichthys jordani*, qu'une affinité modérée et sous forme non granulaire, pour les lysochromes orthooxy- ou diiminoazoïques.

c - L'équipement enzymatique

Naturellement, il s'agit ici de travaux histochimiques souvent comparatifs et l'appréciation, à travers les résultats, des capacités de production des stéroïdes a été recherchée chez des animaux dont la physiologie s'est trouvée parfois expérimentalement modifiée, en particulier par l'hypophysectomie ou inversement par la stimulation corticotrope (OLIVEREAU et FROMENTIN, 1956; CHAVIN et KOVACEVIC, 1961).

Pourtant l'accumulation de tel ou tel constituant biochimique a pu être interprétée de façon contradictoire, soit comme une augmentation, soit comme une mise au repos de la synthèse des stéroïdes. Aussi a-t-on pris, pour paramètre de l'élaboration stéroïdienne, les résultats obtenus par les méthodes histo-enzymologiques (YARON, 1970). En retour, la mise en évidence des enzymes oxydatives spécifiques de la fabrication finale des stéroïdes, nous apparaît-elle comme un argument extrêmement convaincant de l'homologie interrénal-cortex surrénal.

Ainsi la 3- β -hydroxystéroïde-déshydrogénase a-t-elle été mise en évidence par voie histochimique : par CHIEFFI et BOTTE (1963) chez l'Anguille, par HANKE et CHESTER JONES (1966) chez l'Anguille et le Congre, par NADKARNI et LAPINSKY (1968) chez la Truite, par BARA (1968) chez *Fundulus heteroclitus*, et par CHAVIN (non publié, cf. CHAVIN et SINGLEY, 1972) chez le Cyprin doré. Outre la 3- β -H.S.D., YARON (1970) mit en évidence la 11- β -H.S.D., chez *Acanthobrama terrae-sanctae*.

L'interrénal, incubé en présence de stéroïdes précurseurs, généralement marqués au ^{14}C , produit de nouveaux stéroïdes (LELOUP-HÂTEY, 1966) qui, par leur présence même, démontrent l'existence, dans le tissu, des enzymes appropriés.

Rien n'oblige à penser que les stéroïdes obtenus *in vitro* à l'aide de substrats donnés soient obligatoirement les mêmes que ceux qui sont élaborés *in vivo* par l'interrénal.

Finalement, c'est l'identification de la nature des stéroïdes interrénaliens qui fournit la meilleure preuve de l'équivalence fonctionnelle de l'interrénal des Téléostéens et du cortex surrénal des Vertébrés Supérieurs.

3 — ARGUMENTS BIOCHIMIQUES : LES STEROIDES INTERRENALENS.

a - Présence de corticoïdes dans le plasma des Téléostéens.

HÂTEY (1954) montre que des extraits plasmatiques de Saumon présentent, injectés aux Mammifères, des activités biologiques comparables à celles des corticostéroïdes. L'auteur, par analyse du comportement chromatographique sur papier

après dilution isotopique de corticoïdes marqués au ^{14}C , ainsi que par diverses réactions effectuées sur les éluats, identifie essentiellement les 17-OH-corticoïdes, cortisol et cortisone, le dernier étant spécialement abondant chez le Saumon (LELOUP-HÂTEY, 1964 c). La corticostérone (11-OH-corticostéroïde) semble exister dans le plasma en quantité mineure (PHILLIPS, 1959; PHILLIPS, HOLMES et BONDY, 1959).

Les derniers auteurs (PHILLIPS et al., 1959) ont trouvé que l'aldostérone était le principal corticostéroïde circulant chez *Oncorhynchus nerka*, mais ce résultat fut réfuté et attribué à un artéfact d'analyse.

En fait, à l'assentiment général, on estime que c'est le cortisol qui est le corticostéroïde majeur du plasma des Téléostéens (BONDY, UPTON et PICKFORD, 1957; PHILLIPS, 1959; IDLER, RONALD et SCHMIDT, 1959; LELOUP-HÂTEY, 1964 c; GOTTFRIED, 1964; NANDI, 1967; FAGERLUND, 1967; CHAVIN et SINGLEY, 1972). Chez le Flétan de l'Atlantique, WEISBART et IDLER (1971) rencontrent une teneur relativement faible de cortisol dans le plasma et expriment l'opinion que, de manière analogue à ce que l'on observe chez l'Homme, ce stéroïde peut être lié aux hématies.

Enfin, CHAVIN et SINGLEY (1972) isolent et identifient par les méthodes biochimiques, radiochimiques et spectrographiques modernes, non seulement les glucocorticoïdes habituels (principalement le cortisol), mais également l'aldostérone et la 11-désoxycorticostérone. TRUSCOTT et IDLER (1968) avaient antérieurement identifié l'un de ces minéralocorticoïdes, l'aldostérone, ainsi que la 18-OH-corticostérone chez le Hareng.

Par l'analyse du plasma cardiaque du Saumon, considéré comme du "sang interrénalien" (le rein céphalique est situé sur les veines cardinales postérieures, au voisinage des canaux de Cuvier, aboutissant au sinus veineux), LELOUP-HÂTEY (1964 c), qui constate sa plus forte teneur en 17-OH-stéroïdes, comparée à celle du plasma périphérique, apporte un premier indice de l'élaboration de ces hormones par l'interrénal. En outre, cette teneur plasmatique varie comme chez les Vertébrés Supérieurs, en réponse à la stimulation corticotrope, expérimentalement modifiée (DONALDSON et Mc BRIDE, 1967), et peut être mise en corrélation directe avec le poids de l'interrénal (LELOUP-HÂTEY, 1964 c). Enfin, l'ablation chirurgicale de l'interrénal de l'Anguille est suivie de la réduction du taux de cortisol plasmatique (BUTLER, CLARKE, DONALDSON et LANGFORD, 1969).

b - Les corticostéroïdes sont élaborés par l'interrénal.

L'identification des produits d'incubation du rein céphalique, comportant l'interrénal, apporte la preuve directe de son homologie fonctionnelle avec le cortex surrénal.

Les expériences d'incubation de l'interrénal en présence de

précurseurs isotopiques.

De nombreux travaux ont eu pour objet l'étude des produits terminaux après incubation de l'interréal *in vitro*, en présence d'un précurseur marqué. En fait, de telles expériences ne permettent que de démontrer l'existence, dans le tissu broyé ou homogénéisé, d'un équipement enzymatique identifié par la nature de la transformation du précurseur exogène en stéroïdes terminaux.

Ainsi, la progestérone est convertie en cortisol, cortisone et aldostérone par le rein céphalique de *Fundulus heteroclitus*, *in vitro* (PHILIPPS et MULROW, 1959). Le précurseur, du même type que ceux utilisés pour les incubations de cortex surrénal, aboutit donc à l'obtention de produits semblables. Chez l'Anguille, JANSSENS et PHILLIPS (1963) obtiennent à partir de ce même stéroïde initial, ainsi que naturellement des propres précurseurs endogènes, du cortisol mais pas d'aldostérone. BUTLER (1965) bien que trouvant chez la même espèce le cortisol, la cortisone et la corticostérone, estime que la 11-désoxycorticostérone est le principal corticostéroïde obtenu dans les incubats. Ses résultats sont quelque peu différents chez un autre Apode, le Congre, dont l'incubation de rein céphalique en présence de progestérone-4-¹⁴C ne produit pas de 11-désoxycorticostérone, ni de corticostérone.

LELOUP-HÂTEY (1966) attribue à une contamination radioactive lipidique dans la zone chromatographique concernée, cette forte conversion en 11-désoxycorticostérone observée par BUTLER (1965). Selon elle, dans des conditions identiques, c'est le cortisol qui est le produit le plus abondant chez l'Anguille. La cortisone, la corticostérone sont représentées et, en accord avec BUTLER (1965), bien que le test réalisé avec l'interréal de Tortue soit positif, il n'existe pas d'aldostérone dans l'incubat. Cependant, ce minéralocorticoïde a pu être recueilli à partir du rein céphalique de Hareng par TRUSCOTT et IDLER (1968).

Les travaux de SANDOR, LANTHIER, HENDERSON et CHESTER JONES (1967) illustrent l'influence du choix du précurseur marqué dans le déterminisme de la nature des produits terminaux. Ainsi, l'interréal, pratiquement isolé anatomiquement de l'Anguille, homogénéisé et filtré, transforme-t-il le cholestérol tritié en cortisol et prégnénolone, tandis que les mélanges, prégnénolone tritiée-progestérone ¹⁴C et progestérone tritiée et 17 α -OH-progestérone-4-¹⁴C aboutissent à l'élaboration de cortisol et de 11-désoxycortisol en importance égale. La corticostérone, l'aldostérone ou la 18-OH-corticostérone ne sont jamais obtenues.

Les expériences d'incubation de l'interréal sans précurseurs exogènes.

LELOUP-HÂTEY (1968) démontre que la corticotropine

n'est pas indispensable au fonctionnement des enzymes oxydatives qui transforment les prégnénolones en corticostéroïdes terminaux. Le site d'action de l'hormone est localisé au niveau de la transcription des ARN codés, responsables de la synthèse des enzymes à vie courte qui transforment les précurseurs endogènes en prégnénolones. Ainsi l'introduction de progestérone ne met en évidence que les enzymes de l'hydroxylation des carbones 11, 17 et 21. On voit que seuls les incubats de l'interréal ne renfermant que ses propres précurseurs fournissent les renseignements sur la nature des corticostéroïdes habituellement élaborés et permettent d'établir strictement l'homologie fonctionnelle entre l'interréal et le cortex-surrénal.

FONTAINE et LELOUP-HÂTEY (1959) ont ainsi décelé la présence de 17-OH-stéroïdes et de corticostérone dans le rein céphalique du Saumon adulte. La présence de l'interréal est nécessaire à l'obtention de ce résultat, car LELOUP-HÂTEY (1964 c), à partir du rein moyen qui en est dépourvu, ne peut recueillir de corticostéroïdes en quantité significative. Les mêmes hormones sont présentes dans les incubats de veines cardinales de l'Anguille où l'interréal est bien individualisé (LELOUP-HÂTEY, 1961).

Les résultats de NANDI et BERN (1960 ; 1965) sont comparables car ils font état de la présence de cortisol et de cortisone chez cinq espèces de Téléostéens, la corticostérone étant réservée à l'une d'entre elles.

Les auteurs, qui utilisent finalement la chromatographie en couche mince ont souligné la difficulté d'identification des corticostéroïdes par chromatographie sur papier. De fait, OGAWA (1963), utilisant cette méthode chromatographique sur papier, aboutit à la conclusion contradictoire que chez le Cyprin doré, c'est la cortisone qui est le principal stéroïde de l'interréal, alors que pour *Ophicephalus punctatus*, c'est l'aldostérone qui est libérée dans ce milieu d'incubation (ROY, 1964).

Les méthodes modernes d'identification des stéroïdes ont été appliquées par WEISBART et IDLER (1971) aux incubats de rein céphalique de *Hippoglossus hippoglossus* en présence d'A.C.T.H. Les auteurs trouvent du cortisol principalement, et du 11-désoxycortisol, mais pas de cortisone alors que ce stéroïde existe dans le plasma de la même espèce. Il est néanmoins décelé dans les incubats d'interréal d'Anguille (SANDOR, VINSON, CHESTER JONES, HENDERSON et WHITEHOUSE, 1966). La présence d'interréal dans le rein incubé est nécessaire à l'obtention du cortisol (WEISBART et IDLER, 1971).

Enfin, CHAVIN et SINGLEY (1972) par incubation du pronéphros de *Carassius auratus*, isolent : cortisol, corticostérone, cortisone, 11-désoxycorticostérone et aldostérone, soit à la fois des gluco- et des minéralo-corticostéroïdes, mais encore des stéroïdes intermédiaires : progestérone et 17 α -hydroxy-progestérone. Selon eux, la dispersion, la fragmentation ou même les contradictions des résultats antérieurs s'expliquent par

les techniques employées ; seules les méthodes récentes d'investigation biochimique des stéroïdes, en particulier la chromatographie bidimensionnelle en couche mince, sont adaptées. En démontrant que le taux de corticostéroïdes, analogues à ceux des Vertébrés, est plus faible dans le plasma que dans le tissu adrénalien où se rencontrent des molécules stéroïdiennes intermédiaires non circulantes, les auteurs apportent une des meilleures preuves de l'analogie fonctionnelle de l'interrénal et du cortex surrénal.

Il est intéressant de noter que les incubats de corpuscules de Stannius en état d'hyperactivité sécrétoire ne fournissent pas de corticostéroïdes en présence de progestérone (LELOUP-HÂTEY, 1966). COLOMBO, BERN et PIEPRZYK (1971) décèlent la présence, chez la Truite, d'une activité 21-hydroxylase car la progestérone exogène est convertie en 11-désoxycorticostérone au cours de l'incubation de ces formations. Néanmoins cette enzyme n'a pas de signification physiologique car elle existe dans le mésonéphros où, de plus, elle est incommensurablement plus active. Comme d'autre part les corpuscules de Stannius ne présentent pas d'activité 17 α - et 11 β -hydroxylasique les auteurs conformément aux résultats de ARAI, TAJIMA et TAMAOKI (1969) dénoncent que ces organes glandulaires ne sauraient être tenus pour corticostéroïdogènes. On peut donc se demander si le système enzymatique mis en évidence par IDLER et FREEMAN (1966) dans les corpuscules de Stannius de la Morue, concourt habituellement à élaborer des corticostéroïdes.

Ces résultats négatifs en même temps que l'établissement récent de la sécrétion d'aldostérone par l'interrénal, éloignent l'hypothèse, formulée par FONTAINE et LELOUP-HÂTEY (1959), que les corpuscules de Stannius, en raison de leur autonomie envers l'adénohypophyse (ou de leurs interrelations avec la thyroïde (LELOUP et LELOUP-HÂTEY, 1964) pouvaient représenter la zone glomérulée de la surrénale.

Si les divers stéroïdes élaborés par l'interrénal sont les mêmes que ceux de chacune des zones corticales (CHAVIN et SINGLEY, 1972), ce tissu apparaît bien comme l'homologue fonctionnel unique et complet du cortex surrénal.

4 — ARGUMENTS ESSENTIELLEMENT HISTOPHYSIOLOGIQUES : LES CORRELATIONS HYPOPHYSO-INTERRENALIENNES

a - L'interrénal, glande cible de l'hypophyse

Effets de l'hypophysectomie

L'individualisation particulière de l'interrénal chez l'Anguille permet à FONTAINE et HÂTEY (1953, 1954 b) de mesurer la chute de poids de ce tissu après hypophysectomie. Cette observation pondérale constitue une exception parmi les renseignements d'ordre histologique sur l'existence d'un axe

hypophyso-interrénalien chez les Téléostéens, tel qu'il en existe un type hypophyso-cortical chez les Vertébrés Supérieurs. Ainsi l'étude cytologique de l'interrénal après hypophysectomie révèle une forte atrophie cellulaire chez cette espèce (OLIVEREAU et FROMENTIN, 1954). Il en est de même pour *Carassius auratus* (CHAVIN, 1956), *Poecilia formosa* (BALL, OLIVEREAU, SLICHER et KALLMAN, 1965), *Tilapia mossambica* (BASU, NANDI et BERN, 1965), *Couesius plumbeus* (VAN OVERBEEKE et AHSAN, 1966), *Salmo gairdnerii* (DONALDSON et Mc BRIDE, 1967).

Par contre, l'ablation de l'hypophyse de *Fundulus heteroclitus* n'entraîne pas de modification de l'aspect histologique de l'interrénal (PICKFORD, 1953).

Ces observations sont complétées par la démonstration d'une chute du taux de cortisol circulant après hypophysectomie de *Anguilla anguilla* (BRADSHAW et FONTAINE-BERTRAND, 1968) et de *Anguilla rostrata* (BUTLER, DONALDSON et CLARKE, 1969).

Effets de l'ACTH mammalienne et mise en évidence d'une corticotropine endogène

La déperdition pondérale de l'interrénal de l'Anguille ne se retrouve plus si les animaux hypophyséoprives reçoivent de l'ACTH (FONTAINE et HÂTEY, 1953, 1954 b). A l'inverse de l'hypophysectomie, l'injection de corticotropine mammalienne entraîne l'hypertrophie cellulaire de l'interrénal de Téléostéens intacts (RASQUIN, 1951 ; RASQUIN et ATZ, 1952 ; KRAUTER, 1958 ; OGURI, 1960 c ; BASU, NANDI et BERN, 1965).

L'hormone exogène restaure et stimule l'activité de l'interrénal des Téléostéens hypophyséotomisés (PICKFORD, 1953 ; CHAVIN, 1956). LELOUP-HÂTEY (1964 c) montre par ailleurs que les réserves glandulaires en vitamine C sont rapidement mobilisables par l'ACTH dans l'interrénal de l'Anguille. Ce traitement restaure en outre la concentration de cortisol plasmatique (BRADSHAW et FONTAINE-BERTRAND, 1968 ; BUTLER, DONALDSON et CLARKE, 1969).

L'hypophyse de Carpe, implantée chez *Astyanax mexicanus* (RASQUIN, 1951) ou chez *Carassius auratus* intact ou hypophyséotomisé (CHAVIN, 1956) provoque la stimulation de l'interrénal du porteur de greffe.

De façon identique, les broyats de glandes pituitaires stimulent l'interrénal de *Fundulus heteroclitus* hypophyséoprive qui en est injecté (BURDEN, 1956 ; PICKFORD et ATZ, 1957) et les extraits pituitaires de deux saumons du genre *Oncorhynchus* restaurent l'atrophie interrénalienne de cyprinidé *Couesius plumbeus* (VAN OVERBEEKE et AHSAN, 1966). Comme d'autre part, les extraits hypophysaires de *Oncorhynchus keta* provoquent la déplétion d'acide ascorbique dans les surrénales de rat hypophyséotomisé (RINFRET et HANE, 1955) ou que, seuls

parmi les autres tissus, les homogénats hypophysaires de *Carassius auratus* augmentent la décharge de stéroïdes *in vitro* des surrénales de souris (SAGE et PURROTT, 1969), on peut conclure que l'interrénal des Téléostéens est placé sous contrôle hypophysaire par l'intermédiaire d'une corticotropine analogue à l'ACTH des Mammifères.

b - L'hypophyse dépendante en retour des corticostéroïdes interrénaliens.

Principe de la mise en évidence, par les cortico-inhibiteurs, d'un axe cortex surrénal-hypophyse chez les Mammifères

L'inhibition de systèmes enzymatiques, indépendants de l'ACTH, de la corticostéroïdogénèse entraîne la diminution des corticoïdes circulants. On observe cependant une nette hyperplasie corticale chez les rats traités par ces antimétabolites, mais l'hypophyse est indispensable à cette réponse : l'adrénomégalie ne se produit pas si les animaux sont hypophysectomisés. Ainsi, l'absence de corticostéroïdes déclenche une libération accrue de corticotropine qui est responsable de l'hypertrophie cellulaire et de l'hyperplasie du tissu. Cet effet peut être pallié par l'injection simultanée de cortisone chez les animaux traités par le cortico-inhibiteur: le cortex n'apparaît pas modifié. Ainsi la réponse du cortex surrénal des animaux traités par les cortico-inhibiteurs démontre par elle-même l'existence d'interrelations antagonistes, stimulantes de l'hypophyse sur le cortex surrénal et freinatrices du cortex sur l'hypophyse.

Effet des cortico-inhibiteurs chez les Téléostéens

L'amphénone B

VAN OVERBEEKE (1960) montre que l'interrénal du Combattant et de l'Epinoche présente des aspects histologiques d'hyperactivité sous l'action de l'amphénone B ; ce qui suggère que la glande est placée sous dépendance hypophysaire mais qu'en retour, elle exerce sur l'hypophyse un effet freinateur, bien que prouvé par la négative dans ce type d'expérience. Outre les interactions directe et réciproque, hypophyse-interrénal, analogues à celles des Mammifères, cette réaction montre implicitement que l'interrénal est élaborateur de corticostéroïdes. La drogue ne semble cependant pas capable d'altérer la synthèse stéroïdienne chez *Lebistes reticulatus* (VAN OVERBEEKE, 1960).

La métopirone

BALL et SLICHER (1962) fournissent une preuve indirecte de l'effet cortico-inhibiteur d'une autre amphénone, la métopirone SU 48 85 ; en effet la leucocytose provoquée normalement sous l'action des corticoïdes libérés par le froid ne se produit pas si les poissons, soumis aux mêmes conditions de

température, sont traités par la métopirone. De fait la métopirone qui inhibe la 11- β -hydroxylation bloque l'élaboration de la plupart des corticostéroïdes ; (LIDDLE et al., 1959) et FAGERLUND, Mc BRIDE et DONALDSON (1968) constatent chez la Truite et le Saumon une décroissance du taux plasmatique de cortisol, consécutive à son administration.

L'interrénal de l'Anguille et de *Poecilia sp. (Mollienesia)* subit une intense stimulation sous l'action de la métopirone par l'intermédiaire d'une corticotropine qu'un type cellulaire de l'adénohypophyse, très activé, paraît élaborer (OLIVEREAU et BALL, 1963 ; BALL et OLIVEREAU, 1966). Outre chez ces espèces, ainsi que chez la Truite et le Saumon, les corrélations hypophyso-interrénaliennes ont été établies à l'aide de la métopirone chez *Anoptichthys jordani* (MATTHEIJ, 1968 b) et la Carpe (LERAY, 1968).

L'aldactone

Cet anti-métabolite inhibe l'utilisation périphérique de l'aldostérone chez les Mammifères. Ce n'est que par voie extrêmement indirecte que la sécrétion du minéralocorticoïde est stimulée. OLIVEREAU (1964 b) chez l'Anguille, et SZABO et MOLNAR (1968) chez le Poisson-Chat, ont utilisé l'aldactone dans le but d'identifier les cellules corticotropes, mais ne peuvent apporter de précision sur la nature des interrelations hypophyso-interrénaliennes au cours de ces expériences.

Effet d'un corticolytique : l'op'DDD

La destruction pharmacologique de l'interrénal provoque la stimulation des cellules corticotropes de l'Anguille (OLIVEREAU, 1964 c) par levée de l'effet freinateur des corticostéroïdes.

Effet de l'interrénalectomie

L'ablation de l'interrénal a pu être réalisée chez l'Anguille où le tissu adopte une répartition exceptionnellement homogène, alors qu'il est généralement extrêmement disséminé et diffus dans le rein céphalique (CHESTER JONES, HENDERSON et MOSLEY, 1964 ; BUTLER et LANGFORD, 1967 ; CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN, 1967). Chez ces poissons ainsi opérés, OLIVEREAU et OLIVEREAU (1968) observent également une forte hypertrophie des cellules corticotropes hypophysaires.

Preuves directes de l'effet freinateur de l'interrénal sur les éléments cellulaires corticotropes : injections de corticostéroïdes exogènes.

L'aspect histologique de l'interrénal est là encore considéré comme le reflet de l'activité corticotrope. Divers corticoïdes injectés exercent sur l'interrénal un effet analogue à l'hypophysectomie car les cellules corticotropes sont inhibées. Ces résultats objectivent directement l'effet négatif en retour des corticosté-

roïdes sur l'hypophyse, comme le montrait déjà, quoique indirectement, l'échappement de la glande des animaux traités par les corticolytiques ou interrénalectomisés.

Ainsi l'atrophie nucléaire des cellules interrénaliennes est constatée après administration de cortisone chez *Astyanax mexicanus* (RASQUIN et ATZ, 1952), de désoxycorticostérone chez *Carassius auratus* (KRAUTER, 1958), de cortisol ou de désoxycorticostérone chez *Tilapia mossambica* (BASU, NANDI et BERN, 1965). L'atrophie cellulaire de l'interrénal se produit sous l'action de la cortisone chez *Salmo trutta* (SPALDING, cité par CHESTER JONES, 1957) ou du cortisol chez *Salmo gairdnerii* où l'hormone entraîne la pycnose nucléaire (ROBERTSON, HANE, WEXLER et RINFRET, 1963). Le cortisol est également responsable de la nette régression cellulaire et nucléaire de l'interrénal de l'Anguille (OLIVEREAU, 1966), et peu marquée chez *Oncorhynchus nerka*, gonadectomisé (VAN OVERBEEKE et Mc BRIDE, 1971). Une nette dégranulation et atrophie d'un type cellulaire pro-adénohypophysaire considéré comme corticotrope a été montrée chez ces deux espèces. Les résultats négatifs de HANKE et CHESTER JONES (1966) chez l'Anguille injectée de fortes doses de cortisol, et ceux de LEATHERLAND et LAM (1971) chez l'Épinoche recevant par contre de faibles doses de l'hormone, doivent cependant être rapportés : dans aucun cas l'interrénal et les cellules corticotropes ne sont nettement modifiés.

Une diminution statistiquement significative du diamètre nucléaire de l'interrénal de *Oncorhynchus nerka* (FAGERLUND et Mc BRIDE, 1969) et *Acanthobrama terrae-sanctae* (YARON, 1970) est pourtant obtenue par l'action d'un corticostéroïde de synthèse : la dexaméthasone, dont l'effet mime puissamment les corticostéroïdes biosynthétisés. Elle supprime en effet la sécrétion de corticotropine car elle n'agit pas directement sur l'interrénal qui est stimulé si les poissons sont traités concurremment par l'ACTH (DONALDSON, cité par DONALDSON et Mc BRIDE, 1967). A l'exception d'une légère dégranulation, le traitement ne modifie pas toutefois sensiblement les cellules corticotropes de ce Saumon (FAGERLUND et Mc BRIDE, 1969).

Le taux de cortisol plasmatique, utilisé comme index de l'activité interrénalienne, subit une chute chez *Salmo gairdnerii*, *Oncorhynchus nerka* et *Anguilla rostrata* traités par la dexaméthasone (DONALDSON et Mc BRIDE, 1967 ; FAGERLUND et Mc BRIDE, 1969 ; BUTLER, DONALDSON et CLARKE, 1969). Le taux de cortisol est alors analogue à celui des poissons hypophysectomisés. BRADSHAW et FONTAINE-BERTRAND (1968) ont obtenu des résultats comparables chez *Anguilla anguilla*.

c - La régulation des corticostéroïdes passe, comme chez les Mammifères, par la voie hypothalamique.

L'activité corticotrope dosée biologiquement sur les surrénales de souris, est considérablement augmentée dans l'hypophyse de Cyprin incubée en présence d'homogénat de l'hypothalamus. Prouvant en outre que les autres régions du cerveau sont sans effet et que l'hypothalamus par lui-même n'a pas d'action directement corticotrope, SAGE et PURROTT (1969) démontrent l'existence d'une activité C.R.F. (corticotropin releasing factor) hypothalamique chez cette espèce. De fait, les transplantations ectopiques de l'hypophyse chez *Poecilia* entraînent la réduction de l'activité des cellules à ACTH du greffon (BALL, OLIVEREAU, SLICHER et KALLMAN, 1965).

Il est toutefois regrettable que SAGE et PURROTT (1969) n'aient tenté de mettre en évidence une modification de l'activité CRF hypothalamique des poissons rouges traités au cortisol, d'autant plus que cette hormone est capable d'agir directement sur l'hypophyse où elle réduit en forte proportion la décharge d'ACTH *in vitro*, et diminue considérablement l'activité des cellules à ACTH de l'hypophyse de *Xiphophorus* en culture (SAGE, 1968).

5 - RESUME

Les différentes données rapportées ici, concourent à démontrer que l'interrénal des Téléostéens est bien l'homologue du cortex surrénal des Mammifères. En effet, ce tissu possède une origine embryologique et des potentialités biochimiques et enzymatiques analogues à celles du cortex surrénal. Il est en outre élaborateur de stéroïdes de même type et enfin, son fonctionnement est également soumis à une régulation hypothalamo-hypophysaire.

L'établissement de cette homologie nous autorise à aborder l'étude de l'interrénal de la Tanche, en le considérant comme unique tissu cortical.

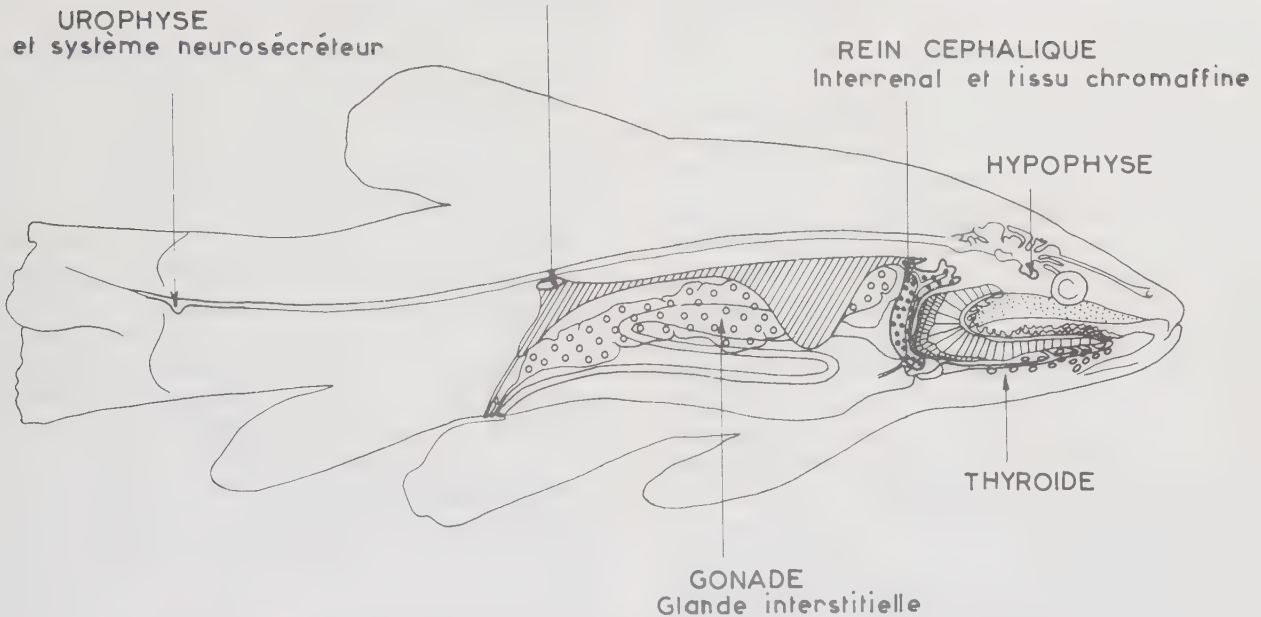
II — ETUDE PRELIMINAIRE DE L'INTERRENAL DE LA TANCHE : CARACTERISATION DES CELLULES NORADRENALINOGENES ET INTERRENALIENNES DANS LES MANCHONS EPITHELIAUX PERIVASCULAIRES DU REIN CEPHALIQUE.

Nos observations nous ont montré l'existence d'une dualité cellulaire dans les manchons glandulaires périveineux du rein céphalique de la Tanche. Nous avons dû préciser la nature de chacune de ces deux catégories de cellules, afin de vérifier l'association éventuelle de cellules à catécholamines et de cellules stéroïdogènes dans ces manchons comme cela a été décrit chez certains Téléostéens (CHESTER JONES, 1957 ; OGURI, 1960,

UROPHYSE
et système neurosécréteurREIN CEPHALIQUE
Interrenal et tissu chromaffine

HYPOPHYSE

THYROÏDE

GONADE
Glande interstitielle

LOCALISATION DE QUELQUES GLANDES ENDOCRINES CHEZ LA TANCHE

III). Cette étude a donc pour but de caractériser nettement les cellules cibles de la corticotropine, hormone dont nous nous sommes proposé d'identifier les cellules élaboratrices au niveau de l'adénohypophyse.

1 - MATERIEL ET METHODE

a - Prélèvement du rein céphalique

L'interrenal entoure les veines cardinales dans le pronéphros et s'étend dans le tissu lymphoïde autour de la plupart de leurs ramifications, même les plus fines. Pour son étude, il est donc nécessaire de prélever ce rein très antérieur en totalité. Il est appelé rein céphalique car on le trouve immédiatement en arrière du crâne, au contact ventral des quatre premières vertèbres. Il forme deux volumineux lobes latéraux, allongés de part et d'autre jusqu'au sinus veineux cardiaque qu'ils enveloppent. Cette masse pronéphritique majeure est reliée au mésonéphros par une extension grêle qui s'insinue sous la vessie natatoire (schéma 3).

La dissection est effectuée après décapitation rapide au niveau du bulbe rachidien. La cavité abdominale est ouverte et la ceinture pectorale sectionnée. Les lobes latéro-ventraux du rein céphalique sont dégagés des muscles et de la vessie natatoire à l'aide de ciseaux fins sous le contrôle de la loupe binoculaire. Le rein céphalique est ensuite prélevé *in extenso*, après action locale du liquide fixateur, par section des courtes côtes de la quatrième vertèbre et d'un processus osseux transverse, le tripus, dernier osselet de la série de Weber.

b - Méthodes histologiques

Le liquide de Helly a été choisi comme fixateur des reins céphaliques pour toutes les tanches utilisées au cours de ce travail, ainsi que pour six autres, utilisées pour l'étude histologique préliminaire. Parmi ces dernières, la fixation de 24 h. au Zenker-formol (Helly) des reins antérieurs de deux tanches est suivie d'une post-chromisation par le bichromate de potassium à 5% pendant 5 jours pour l'étude du chondriome. Dans ce même but, les reins céphaliques de deux autres poissons sont fixés pendant 24 heures au liquide de Müller-Regaud.

Les coupes à la paraffine de 5 μ m sont colorées par un trichrome de Masson (glycémalum, fuchsine-ponceau, vert lumière) ou simplement par le bleu de toluidine à pH : 4,2. Les coupes ont été également traitées par l'hématoxyline de Ehrlich et l'hématoxyline ferrique de Regaud ou de Heidenhain.

c - Méthodes histochimiques

Les moitiés droites ou gauches des reins céphaliques de 6 tanches ont été utilisées pour l'une des réactions de mise en évidence suivantes :

a) mise en évidence des lipides homoplasmiques par les lysochromes, noir Soudan B et Soudan III sur coupes à la congélation après fixation au formol à 10% et test sur les préparations habituelles déparaffinées ;

b) mise en évidence des groupements réducteurs par la

réaction de Schmorl au chlorure ferrique-ferricyanure de potassium après fixation de Regaud ;

c) mise en évidence des monoamines par la technique de fluorescence de Falck et Hillarp après congélation et dessiccation sous vide pendant 2 jours à -40°C (les modalités techniques de congélation — exposition aux vapeurs de formaldéhyde, inclusion sous vide à la paraffine, montage des coupes à l'entellan — utilisées habituellement au laboratoire, ainsi que les caractéristiques du microscope pour l'examen des préparations en lumière incidente ultra-violettes sont rapportées par GOUGET, (1971)) ;

d) mise en évidence de la noradrénaline par la réaction de Jones après fixation au glutaraldéhyde, traitement par le bichromate et inclusion rapide à la paraffine. Cette réaction est précisée par la réaction sur lame de Tramezzani et coll. utilisant le nitrate d'argent ammoniacal de Fontana, ce qui constitue la triple réaction de Jones. Ces techniques ont été réalisées pour la plupart d'après les indications détaillées de GANTER et JOLLES (1969-1970).

d - Protocole expérimental

Les tanches de 70 à 140 g appartenant à cette série expérimentale proviennent d'un étang de la région de Dijon (Côte d'Or). Elles ont été acclimatées au laboratoire et furent sacrifiées, après avoir été traitées ou non, en août 1971.

Quatre tanches sont soumises à la métopirone (SU 48 85 Ciba) additionnée à l'eau de l'aquarium à la concentration de 25 mg/l et quatre autres à la concentration de 50 mg/l, le bain étant renouvelé tous les deux jours. Quatre animaux servent de témoins et subissent les mêmes conditions d'élevage : volume de 20 l d'eau déchlorée, aérée, épurée et à la température de 18°C . Les caractéristiques de poids, sexe et pigmentation ainsi que la durée de l'expérimentation sont consignées dans le tableau I (2 — RESULTATS).

e — Caryométrie

Seules les cellules de l'interréal sont prises en considération et 100 de leurs noyaux par animal expérimenté et par témoin sont dessinés à la chambre claire sur un papier dont l'homogénéité de densité a été préalablement vérifiée. Les dessins des noyaux grossis 3000 fois sont découpés puis pesés par centaine. Les mesures de poids fournissent une valeur chiffrée proportionnelle à la surface nucléaire moyenne de chaque échantillon. Le test de Student est appliqué pour l'estimation statistique des résultats.

2 — RESULTATS.

a — Histologie

Trichrome : sur les préparations trichromiques deux catégories de cellules sont bien observables dans les manchons épithéliaux boursoufflés qui entourent les ramifications veineuses (fig. 3, pl. I).

Cellules du premier type. Ces cellules sont les plus nombreuses : elles se disposent autour de l'endothélium des veines de façon radiaire en un nombre très variable d'assises. Les cellules bordantes adoptent une forme prismatique tandis que les cellules les plus périphériques deviennent cuboïdales. Ces manchons forment fréquemment des masses cordonnales de cellules qui pénètrent largement dans le tissu d'aspect entièrement lymphoïde du rein céphalique. En effet, on n'y rencontre jamais, au moins dans la catégorie de taille des tanches étudiées, de tubules rénaux ou de follicules thyroïdiens hétérotiques.

Les noyaux sont centraux dans les cellules cuboïdales ou apicaux dans les cellules prismatiques. Ils sont très globuleux et entourés d'une membrane nucléaire épaisse qui pourrait être responsable par ses replis de l'existence de certaines aiguilles chromatiques. Par ailleurs, la chromatine elle-même semble adopter deux modes distincts de répartition. Dans certains noyaux d'aspect clair, elle est fine et dispersée tandis que le nucléole volumineux est bien individualisé. Dans d'autres noyaux plus sombres elle constitue de gros amas qui masquent le nucléole et épaississent la membrane.

Le cytoplasme est rempli d'abondantes granulations fuchsinophiles. Les grains sont de tailles variables : généralement individualisés, ils peuvent plus ou moins s'agglomérer en amas. Il semble qu'il existe de fines vacuoles claires de la taille des granules et qui, si elles sont abondantes, peuvent conférer au cytoplasme un aspect quelque peu spumeux (fig. 4, pl. I).

Cellules du second type. Elles sont généralement moins abondantes. Elles sont réparties isolément dans les manchons mais elles peuvent constituer parfois des îlots très importants (fig. 3 pl. I). De forme irrégulière, anguleuse, elles émettent des prolongements en direction de la paroi veineuse (fig. 4, pl. I). Elles semblent localisées de façon préférentielle à proximité de cette paroi bien que certaines, notamment en îlots, en soient largement séparées. Leurs noyaux à chromatine finement floconneuse sont souvent plus volumineux que ceux des cellules du premier type mais sont surtout beaucoup plus polymorphes en raison de leurs indentations très irrégulières. Le cytoplasme est nettement quoique finement

granuleux et se colore globalement en jaune doré à jaune vert selon l'intensité de la différenciation acétique du vert lumière. Il présente parfois de larges vacuoles.

Bleu de toluidine, pH : 4,2 :

La fixation au liquide de Helly (renfermant du bichromate) révèle à elle seule, en l'absence de toute coloration, une pigmentation brun-jaune uniquement dans les cellules du deuxième type. La coloration au bleu de toluidine, après une telle fixation, en permet aussi une excellente mise en évidence. Les cellules du premier type ne sont ainsi révélées que par leur noyau basophile et leur contour cellulaire, alors que le cytoplasme des secondes est intensément coloré en vert. Le nucléoplasme lui-même est contaminé par cette coloration, ce qui suggère une diffusion intranucléaire de pigments fournis par la réaction chromaffine, phénomène connu dans le cas des cellules médullo-surréaliennes des Mammifères.

Hématoxyline de Ehrlich-éosine :

Les cellules du premier type sont aisément reconnaissables par leurs noyaux sphériques et leurs très caractéristiques granulations éosinophiles. Les cellules du second type apparaissent soit faiblement colorées en jaune-vert, soit bleu-violet à violet-pourpre intense. Il semble que les cellules dont la basophilie est ainsi révélée, présentent les noyaux les plus profondément indentés. Cette technique est donc intéressante car elle permet l'obtention de très fines images nucléaires, mais surtout autorise, semble-t-il, la distinction de deux nouvelles sortes de cellules parmi les cellules granuleuses du deuxième type.

Hématoxyline ferrique :

Les hématoxylines de Heidenhain ou de Regaud révèlent après mordantage par l'alun de fer, la forte sidérophilie des cellules du premier type qui semble concerner les granules fuchsinophiles au tichrome. La chromatine nucléaire est également finement révélée. La régression de la coloration est cependant délicate et nous n'avons pas observé d'images pleinement satisfaisantes du chondriome par cette technique. La post-chromisation des pièces après fixateur de Helly ou la fixation au liquide de Regaud fournit des résultats encore pires.

b — Histochimie

Sur coupes à la congélation, les cellules de la première catégorie renferment, à l'inverse de celles de la seconde, de fins liposomes révélés aussi bien par le noir

Soudan B que par le Soudan III. Néanmoins, les granulations soudanophiles s'observent encore parfaitement après fixation de Helly et passage par les alcools.

Les cellules du deuxième type sont par ailleurs électivement révélées par les diverses techniques de caractérisations des catécholamines que nous avons utilisées. Elles sont en effet colorées très intensément en bleu-vert par le bleu de Prusse provenant de la réaction du chlorure ferrique-ferricyanure (fig. 1, pl. II). Cette réaction de Schmorl positive est précisée par l'intense fluorescence vert-jaune que ces cellules développent aux U.V. après traitement à l'éthuve par la paraformaldéhyde (fig. 2, pl. II). Leur chromaffinité révélée par les fixateurs ordinaires à base de bichromate est réaffirmée après fixation au glutaraldéhyde et post-chromisation ; ces cellules apparaissent alors colorées en jaune paille (fig. 3, pl. II). Cette dernière réaction, spécifique de la noradrénaline est confirmée par la réduction du nitrate d'argent ammoniacal après laquelle ces cellules présentent de fines granulations cytoplasmiques noires, parfaitement bien définies (fig. 4, pl. II), le noyau restant bien discernable en négatif.

c — Effet de la métopirone

Sur les coupes histologiques de l'interréal des sujets traités à la métopirone, la simple observation permet de constater une forte hyperactivation des cellules du premier type. Elles apparaissent très hypertrophiées avec de gros noyaux vésiculeux, très clairs, renfermant parfois plusieurs gros nucléoles marginés (fig. 1, pl. III). L'importance de l'épaisseur des manchons périveineux dans le rein céphalique semble traduire l'hyperplasie de l'épithélium bien qu'une évaluation soit toujours délicate pour un tissu si irrégulièrement dispersé. Cependant, la fréquence des mitoses chez les animaux traités, par opposition à leur rareté chez les témoins (fig. 3, pl. II), constitue le meilleur élément d'appréciation de cet envahissement épithélial. D'autre part, les granulations fuchsinophiles sont plus grosses et mieux individualisées que chez les témoins, ce qui suggère un hyperfonctionnement marqué du chondriome.

Les résultats statistiquement significatifs de notre étude caryométrique, consignés dans le tableau I, confirment ces faits d'observation. Ils soulignent en particulier la réponse plus forte et plus rapide de l'interréal des poissons soumis à la concentration la plus élevée de métopirone.

Les cellules du second type ne paraissent pas modifiées par le traitement.

TEMOINS

N°	POIDS EN g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
58	90	M	V	8	2830
59	108	M	V F	8	3131
60	92	M	V F	8	3374
61	110	F	V	8	2680

METOPIRONE 25 mg/l

N°	POIDS EN g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
40	73	F	V	1	3038
49	135	F	T S	3	4123
54	92	M	T S	4	3737
55	110	M	S	8	4413

METOPIRONE 50 mg/l

N°	POIDS EN g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
41	130	F	V	1	4028
47	118	F	V F	2	3904
48	140	F	S	3	3701
53	140	F	S	4	4434

V = vert ; V F = vert foncé ; S = sombre ; T S = très sombre.

Les résultats (Test de Student) sont statistiquement significatifs

pour la 1ère série : $t = 2,456$, $P = 0,10$ et très significatifs.

pour la 2ème série : $t = 4,628$, $P = 0,05$.

TABLEAU I

d — En résumé, les manchons glandulaires du rein céphalique de la Tanche renferment deux catégories de cellules différentes dont les caractéristiques cytomorphologiques sont décrites essentiellement après trichrome de Masson. La dualité cellulaire est confirmée par l'étude histochimique. Certaines cellules, colorables électivement en vert par le bleu de toluidine, réduisent le chlorure ferrique-ferricyanure, développent une forte fluorescence en lumière de Wood avec la technique de Falck et Hilarp, renferment des grains réducteurs visualisés par l'argent avec la technique de Tramezzani. D'autres cellules, négatives en diverses réactions précédentes, renferment des granulations lipidiques dispersées. Par ailleurs, la métopirone provoque leur hypertrophie et active leur division cellulaire. Les unes sont donc, au moins *pro parte*, noradrénalinogènes ; les autres correspondent aux cellules productrices de corticostéroïdes de l'interréal. Cette interprétation doit être discutée.

3 — DISCUSSION

Les cellules chromaffines

Mode de distribution

Chez la Tanche, les cellules chromaffines sont étroitement mélangées aux cellules de l'interréal, soit isolées, soit groupées en petits îlots. MAHON, HOAR et TABATA (1962) montrent que, chez un Téléostéen voisin, cette répartition des cellules chromaffines s'étend aux parois des veines cardinales, à l'intérieur du rein lymphoïde postérieur, aux lobes du rein céphalique, voire dans l'épithélium des follicules thyroïdiens pharyngiens et hétérotopiques, dans le tissu pancréatique, ou même dans les ganglions rachidiens.

Ce type d'association des deux catégories cellulaires a été rencontré chez *Astyanax mexicanus* (RASQUIN, 1951), et chez *Fundulus heteroclitus* (PICKFORD, 1953). Il semble fréquent (CHESTER JONES, 1957 ; OGURI, 1960 a ; VAN OVERBEEKE, 1960 ; NANDI, 1962 ; CHAVIN, 1966) et correspond à un mode évolutif moyen. En effet, chez les Salmonidés, groupe considéré comme primitif de Téléostéens, les cellules chromaffines et cellules interrèaliennes sont complètement séparées comme dans le rein céphalique des groupes très primitifs de Poissons : les Agnates, les Elasmobranches et les Dipneustes (CHESTER JONES, 1957 ; OGURI, 1960 a). Les Poissons Plats, très spécialisés, possèdent par contre des cellules chromaffines regroupées sous forme de cordons discontinus à l'in-

térieur de l'interréal et préfigurent ainsi une sorte de médullosurrénale (OGURI, 1960).

Nature des cellules chromaffines

La réaction chromaffine de Henle a été signalée pour la première fois dans certaines cellules épithéliales du rein céphalique de *Ameiurus catus* après fixation au mélange bichromate-formol par GIACOMINI (1905). L'auteur met en évidence la même réaction pour des cellules phaeochromes chez l'Anguille après fixation de Müller. Cette méthode utilisée par BAECKER (1928) fournit des résultats positifs à faiblement positifs ou même négatifs selon les espèces étudiées ; elle est donc tenue pour responsable de cette inconstance des résultats par VAN OVERBEEKE (1960). Ce dernier démontre également que la réaction chromaffine de Hillarp et Hökfelt par le mélange chromate-bichromate de potassium est obtenue chez *Gasterosteus aculeatus* mais ne fournit qu'une très mauvaise conservation des tissus. VAN OVERBEEKE (1960) préconise donc l'utilisation du fixateur de Pfeiffer et Jarisch additionné d'acide acétique à 1 ou 1,5 % bien que, au moins pour *Carassius auratus*, la formule originale soit préférable. Ce premier traitement est suivi d'une post-chromisation.

C'est donc par la méthode de Pfeiffer et Jarisch, modifiée par Van Overbeeke, que CHAVIN (1966) a pu mettre en évidence la réaction chromaffine chez une douzaine d'espèces. Cette réaction est intense chez la Perche, faible chez le Congre et intermédiaire pour les autres espèces étudiées à l'exception de l'Anguille, chez laquelle elle est négative. MATTHEIJ (1968) ne réussit pas non plus à montrer des cellules phaeochromes parmi les cellules de l'interréal d'*Anoptichthys jordani* par cette méthode. Chez les deux dernières espèces, ces cellules sont néanmoins identifiées par leur cytomorphologie et chez l'Anguille, OLIVEREAU (1963 c) enregistre leur forte hypertrophie après action de la réserpine, ce qui fournit tout de même un argument très convaincant en faveur de leur élaboration de catécholamines.

En fait, ces différentes techniques ne permettent généralement pas, chez les Téléostéens, une bonne distinction entre les cellules à adrénaline et à noradrénaline. La discrimination, basée sur l'estimation de la coloration finale, conférée par les catécholamines oxydées et la quantité de sel de chrome réduit ne peut être tentée en raison de l'extrême variabilité de la réponse à la réaction chromaffine (CHAVIN, 1966). Nous avons donc considéré comme seulement signalétique de la présence des catécholamines la réaction chromaffine obtenue chez la Tanche après fixation au Helly ou au Müller-Regaud. La post-chromisation

ne semble pas indispensable pour obtenir la réaction chromaffine aisément visualisable par la coloration au bleu de toluidine et doit même être évitée car elle produit une importante rétraction des cellules.

La réduction du chlorure ferrique-ferricyanure de potassium nous confirme, quoique de façon peu spécifique, les potentialités réductrices de ces cellules.

Avec la technique de Falck et Hillarp, provoquant la transformation des catécholamines en corps hétérocycliques fluorescents, ces cellules présentent en lumière U.V., sur coupes lyophilisées, une très intense fluorescence vert-jaune, parfois presque jaune : ce phénomène est bien connu et se produit lorsqu'il existe une forte concentration de catécholamines (cf. GOUGET, 1971).

La détection de la noradrénaline par l'iodate de potassium selon Hillarp et Höckfelt donne, comme la réaction chromaffine avec les fixateurs classiques, des résultats interspécifiques très variables. Aussi VAN OVERBEEKE (1960) ne put-il trouver de cellules iodate-positives chez *Cottus scorpius* et *Gasterosteus aculeatus*. Les résultats furent également négatifs chez *Carassius auratus* (NANDI, 1962), chez l'Anguille (CHAVIN, 1966) et chez *Couesius plumbeus* (VAN OVERBEEKE et AHSAN, 1966). La réaction à l'iodate de potassium est faible chez la Carpe mais forte chez le Poisson-Chat ; les autres espèces étudiées par CHAVIN (1966), dont la Tanche, présentent à quelque degré une affinité pour le réactif.

La caractérisation de la noradrénaline dans les cellules a pu être obtenue chez *Acanthobrama terrae-sanctae* par utilisation de la coloration au bleu d'aniline-jaune éosine tamponné, après fixation au bichromate sulfate de sodium au même pH : 4,2 (YARON, 1970). La méthode mise au point par WOOD (1963) utilise la différence d'oxydation de l'adrénaline et de la noradrénaline selon le pH de la solution oxydante de chrome.

Notre mise en évidence des cellules à noradrénaline chez la Tanche par la triple réaction de Jones est réalisée, selon les indications de l'auteur, sur pièces préalablement traitées au glutaraldéhyde. Ce produit forme un complexe stable avec la noradrénaline qui rend la réaction chromaffine, comme la réduction du nitrate d'argent, extrêmement électives de ces cellules. Cette dernière technique nous a donné des images bien contrastées des granulations réductrices des cellules noradrénalinogènes.

Le mode de dispersion des cellules fluorescentes dans les manchons épithéliaux de l'interréal est un critère suffisant pour considérer que la plupart d'entre

elles correspondent bien aux cellules chromaffine et argentaffines. Néanmoins, nous ne pouvons pas infirmer que certaines d'entre elles ne puissent être adrénalinogènes en l'absence de superposition des résultats successivement fournis par les différentes techniques sur la même préparation ; d'autant plus que la coloration par l'hématoxyline de Ehrlich-éosine établit une discrimination histochimique entre certaines cellules plus ou moins fortement violet-pourpre et d'autres relativement chromophobes à jaune. WRIGHT et CHESTER JONES (1955) considèrent en effet que cette hématoxyline peut révéler les propriétés basophiles des cellules à adrénaline tandis que les cellules à noradrénaline ne sont pas affectées par le colorant.

De fait, ONOZATO et YAMAMOTO (1966) montrent qu'il existe parmi les cellules interrénaliennes de *Carassius auratus* à la fois des cellules à noradrénaline et des cellules à adrénaline par la méthode de Coupland au glutaraldéhyde-tétroxyde d'osmium. Les cellules à adrénaline, ayant perdu leur osmiophilie, sont les moins nombreuses et apparaissent faiblement colorées, tandis que les cellules à noradrénaline qui conservent leurs potentialités réductrices sont fortement marquées. Les auteurs confirment cette dualité par la description en microscopie électronique de deux types cellulaires à granules de formes très distinctes, mais rencontrent également un type mixte, plus rare, qui renferme les deux sortes de granules.

Les cellules de l'interréal

Nous avons tout d'abord caractérisé ces cellules par leur cytomorphologie : spécialement par leur richesse en mitochondries et leur histochimie ; essentiellement par leur charge lipidique, mais surtout et en second lieu par leur réaction à la métopirone.

Le chondriome. La post-chromisation n'est pas indispensable pour mettre en évidence le chondriome des cellules de l'interréal après fixation au Helly qui renferme déjà du bichromate, considéré comme un puissant démasqueur des phospholipides.

MAHON, HOAR et TABATA (1962) montrent qu'une fixation alcoolique ne préserve pas les granulations cellulaires de l'interréal de *Carassius auratus*. La fuchsinophilie de ces cellules chez la Tanche indique la nature mitochondriale des grains comme le confirme leur sidérophilie. MAHON, HOAR et TABATA (1962), VAN OVERBEEKE et AHSAN (1966) ont également révélé le chondriome de l'interréal de Téléostéens, par l'hématoxyline ferrique. Il semble d'ailleurs que cette

hématoxyline puisse marquer également certaines portions lipoprotéiques de l'appareil de Golgi juxta-nucléaire (MAHON, HOAR et TABATA, 1962) mais il n'en reste pas moins vrai que les cellules de l'interrénal restent extrêmement riches en mitochondries. Cette importance du chondriome est confirmée par l'étude ultrastructurale de l'interrénal de *Carassius auratus* (YAMAMOTO et ONOZATO, 1965 ; OGAWA, 1967) ou de *Salmo salar* (HEYL et CARPENTER, 1972). Les mitochondries sont en effet abondantes et de grande taille. Elle présentent en outre la structure tubulo-vésiculaire très caractéristique des crêtes mitochondriales de la surrénale du rat (SABATINI, DE ROBERTIS et BLEICHMAR, 1962) et des formes ouvertes, analogues à celles décrites dans la zone fasciculée de ce même Mammifère (NISHIKAWA, MURONE et SATO, 1963).

Les lipides. Sur pièces formolées et coupées à la congélation, la révélation de fins liposomes par les Soudan semble indiquer l'existence de lipides homoplasmiques, c'est-à-dire isolés physiquement des autres constituants cytoplasmiques de ces cellules. Toutefois, le temps d'imprégnation par le Noir Soudan B ou le Soudan III doit être inhabituellement long pour l'obtention de ce résultat. En outre, la persistance des granules soudanophiles après les passages par les alcools et le toluène, nécessaires pour la préparation des coupes à la paraffine, indique qu'ils sont plutôt constitués de lipides liés. De façon analogue, l'étude de la solubilité différentielle des granules soudanophiles de l'interrénal de *Carassius auratus* a pu permettre de déterminer leur nature lipoprotéique (MAHON, HOAR et TABATA, 1962).

Ainsi, chez la Tanche, après fixation au Helly qui conserve parfaitement bien le tissu, on distingue parmi ces fins granules très abondants, d'autres grains plus gros, non soudanophiles, réfringents dont la taille et la distribution semblent indiquer qu'ils correspondent davantage aux mitochondries plutôt qu'aux fines vacuoles décrites après coloration trichomique.

L'examen en lumière ultra-violette de ces cellules après cryodesiccation ou fixation formolée ne permet pas de visualiser une autofluorescence des granules soudanophiles, alors que des éléments cellulaires extra-épithéliaux, très abondants dans le rein céphalique et probablement macrophagiques, présentent dans ces conditions une nette autofluorescence brunâtre et sont par ailleurs marqués par le Soudan B. Il ne semble donc pas que chez la Tanche, [contrairement au Gardon dont les cellules de l'interrénal développent une forte auto-

fluorescence (CHAVIN, 1966)], des grains soudanophiles correspondent à un dépôt de pigments lipoprotéiques, telle qu'il a pu être décrit dans la zone réticulée du cortex surrénal.

L'étude ultrastructurale de l'interrénal des Téléostéens confirme qu'il n'existe pas de lipides cytoplasmiques en rapport avec le réticulum endoplasmique au demeurant agranulaire et de structure tubulaire (YAMAMOTO et ONOZATO, 1965 ; OGAWA, 1967), mais seulement parfois des corps osmiophiles entourés d'une membrane limitante et dont l'origine est mitochondriale (YAMAMOTO et ONOZATO, 1965). Cette absence d'enclaves lipidiques figurées, telles qu'elles existent dans la couche spongieuse externe de la zone fasciculée de la plupart des Mammifères, ne constitue naturellement pas une restriction à l'établissement de l'homologie entre l'interrénal et le cortex surrénal, d'autant plus que les Ruminants en sont également dépourvus. VERNE et HERBERT (1951) considèrent que, dans ce dernier cas, les hormones corticales sont élaborées sans accumulation locale de cholestérol ou de ses esters.

Réponse à la métopirone

Ces cellules de l'interrénal sont surtout caractérisées par leur réponse à la métopirone. BALL et OLIVEREAU (1966) montrent que cette drogue n'agit pas directement au moins de façon prépondérante sur l'interrénal des Téléostéens, car l'hypophysectomie abolit totalement son action stimulante chez le *Poecilia* et en grande partie chez l'Anguille. Ainsi le mécanisme de la stimulation est-il analogue à celui des Mammifères, déjà exposé (CHAPITRE DEUXIEME, I) et l'hypertrophie élective des cellules interrénaliennes qui en résulte, non seulement met en évidence les relations réciproques et antagonistes hypophyso-interrénaliennes, mais apporte en outre la preuve implicite de leur hydroxystéroïdogénèse. Ces cellules constituent donc bien le tissu propre de l'interrénal. Le renforcement de la netteté du chondriome sous la stimulation corticotrope induite par la métopirone peut vraisemblablement s'interpréter par un rôle important de ses organites dans la corticostéroïdogénèse tel qu'il existe chez les Vertébrés Supérieurs (SABATINI, DE ROBERTIS et BLEICHMAR, 1962 ; NISHIKAWA, MURONE et SATO, 1963).

La mesure des surfaces nucléaires, effectuée à un grossissement suffisant pour limiter les facteurs d'erreur, confirme de façon statistiquement significative, l'hypertrophie nucléaire des cellules de l'interrénal dans ces

conditions. L'accroissement de la taille nucléaire s'accompagne de la transformation des noyaux à chromatine dense en noyaux hyalins, ce qui confirme que comme dans le cas de *Carassius auratus*, les deux aspects nucléaires appartiennent à des cellules analogues mais dont les états d'activité sont différents (MAHON, HOAR et TABATA, 1962).

Quel que soit l'activité cellulaire, on ne rencontre pas dans les cellules de l'interrénal de la Tanche de "granulations pseudo-nucléolaires" ou de "corps paranucléaires" denses tels qu'il ont pu être décrits par OLIVEREAU et FROMENTIN (1956) chez l'Anguille

ou par HEYL et CARPENTIER (1972) chez le Saumon.

En résumé, notre étude nous a permis de déterminer la nature de deux tissus intimement mélangés dans les manchons épithéliaux périveineux du rein céphalique de la Tanche. L'un, spécialement défini par ses caractères cytomorphologiques et surtout par sa réponse histophysiologique à la métopirone, est l'interrénal proprement dit. L'autre, mis en évidence par quelques unes de ses particularités histochimiques, est le tissu chromaffine, homologue de la médullo-surrénale, constitué de cellules à noradrénaline mais aussi très certainement de cellules adrénalinogènes.

CHAPITRE TROISIEME

RECHERCHE DES MODIFICATIONS ADENOPHYOPHYSAIRES CORRELATIVES DE LA STIMULATION DE L'INTERRENAL APRES TRAITEMENT DE LA TANCHE PAR LA METOPIRONE

Nos recherches histochimiques et histophysio-
logiques antérieures sur l'interrénal de la Tanche nous
ont permis de vérifier la disposition de ce tissu en
manchons glandulaires périveineux, extrêmement diffus
dans le rein céphalique (CHAPITRE DEUXIEME, II).
Une telle localisation, analogue à celle de la plupart des
téléostéens (CHESTER JONES, 1957 ; OGURI, 1960 a)
rend pratiquement impossible l'ablation de ce tissu
stéroïdogène. En effet, la suppression de l'une quel-
conque des glandes endocrines soumises au contrôle de
l'hypophyse, entraîne des modifications spécifiques de
l'une ou l'autre catégorie de cellules adénohypo-
physaires. Ces modifications cytologiques traduisent
l'hypersécrétion de la stimuline spécifique et permettent
la localisation tissulaire des hormones à chacune
desquelles correspond un type morphologique particulier
de cellules (HERLANT, 1962).

Pour provoquer la suppression de l'effet freinateur
de l'interrénal sur l'hypophyse, nous sommes donc
amenés à choisir l'emploi d'un inhibiteur de la synthèse
des corticoïdes, la métopirone, qui, bloquant principa-
lement la 11- β -hydroxylation des stéroïdes, réalise une
véritable surrénalectomie pharmacodynamique.

Ce corticolytique a provoqué l'hyperactivité cellulaire du
cortex surrénal des Mammifères (BUGNON et LENYS, 1962 b)
et des Oiseaux (TIXIER VIDAL et ASSENMACHER, 1963),
mais encore de l'interrénal des Reptiles (DEL CONTE, 1972),
des Amphibiens (HANKE et WEBER, 1965 ; BERCHTOLD,
1966) et des Poissons Téléostéens (CHAPITRE DEUXIEME, I).

Nous même avons déjà vérifié l'hyperplasie et l'hy-
trophie des cellules interrénaliennes traduisant l'hyper-
sécrétion réactionnelle d'hormone corticotrope chez la
Tanche ainsi traitée. Nous rapporterons ici, les résultats
de nos investigations sur les modifications cytologiques
adénohypophysaires entraînées chez cette espèce par le
traitement à la métopirone. Nous tenterons d'établir les
corrélations entre l'état de stimulation de l'interrénal,
et éventuellement celui d'un type cellulaire particulier
de la pro-adénohypophyse. L'étroit synchronisme obser-
vé dans ces conditions expérimentales permettra d'ap-
porter de premières informations concernant la localisa-

tion des cellules responsables de la sécrétion de corti-
cotropine.

Les résultats présentés ci-dessous ont déjà été publiés
(ROMAIN et BUGNON, 1972 b).

I — MATERIEL ET METHODES

Nous avons examiné les hypophyses des
12 tanches dont nous avons déjà étudié l'interrénal :
4 témoins et 8 traitées par bain à diverses concentrations
de métopirone dans des conditions déjà décrites
(CHAPITRE DEUXIEME, II). Les méthodes de dissec-
tion, fixation, coupe et coloration de l'hypophyse ont
été décrites au CHAPITRE PREMIER. Il a été cependant
fait appel principalement à la coloration par l'héma-
toxylène au plomb de MacConaill.

Le calcul des diamètres nucléaires moyens rappor-
tés est effectué par la moyenne arithmétique du grand et
du petit diamètre, mesurés à la pointe sèche sur un
dessin à la chambre claire dont le grossissement est
étalonné (3 mm = 1 μ m). Les mesures sont effectuées
sur 100 noyaux de la catégorie cellulaire considérée et
par souci de simplification des calculs, l'écart type est
calculé à partir des valeurs moyennes de 10 mesures
consécutives.

II — RESULTATS

Les modifications entraînées par la métopirone
concernent surtout un type cellulaire de la pro-adéno-
hypophyse mais aussi les deux types de cellules de la
méta-adénohypophyse.

Dans la pro-adénohypophyse, les cellules qui réa-
gissent au traitement sont amphophiles chez les témoins
et se colorent en violet-pourpre par le C.W. et en violet
plus soutenu par le bleu d'alizarine du T.C.H. Elles sont
par ailleurs P.A.S. — et B.A. — négatives. Ces techniques
permettent de bien les différencier des deux autres

catégories de cellules de ce lobe de l'adénohypophyse : l'une à gros granules érythrosinophiles, l'autre à cytoplasme cyanophile, bleu pâle au T.C.H., à grains P.A.S. — et B.A. — positifs, à hormone glycoprotéique (cf. CHAPITRE PREMIER). Ces cellules violettes sont très bien individualisées par l'HPb qui colore en bleu-noir leur granulations. Cette technique de MacConaill, précédée du P.A.S. en permet une distinction avec le type P.A.S. — et B.A. — positif. Ces cellules HPb-positives sont de forme allongée et un prolongement plus ou moins effilé est en rapport étroit avec les digitations nerveuses qui découpent profondément la pro-adénohypophyse. On rencontre de telles cellules ainsi disposées, de façon dispersée dans l'ensemble du lobe, de sorte qu'elles constituent une véritable bordure discontinue tout au long des digitations neurohypophysaires.

Après action de la métopirone, ces cellules ne sont plus révélées électivement par l'HPb : elles sont dégranulées. De même, elles perdent leur teinte violette au C.W. et au T.C.H. Quelle que soit la coloration utilisée, l'aspect d'intense activation de leur noyau turgescent à très gros nucléole marginé permet de les repérer et d'apprécier leur forte hypertrophie. De tels aspects d'hypertrophie nucléaire ne s'observent pas dans les cellules érythrosinophiles ou dans les cyanophiles, P.A.S. positives (Pl. IV). Les quelques mesures que nous avons réalisées des diamètres nucléaires moyens chez chacun des animaux de l'expérience, ont bien objectivé cette hypertrophie nucléaire, plus importante d'ailleurs chez les sujets dont l'interrénal est lui-même le plus stimulé (témoins : $3,80 \mu\text{m} \pm 0,04$ à $3,92 \mu\text{m} \pm 0,04$; traités : $4,22 \mu\text{m} \pm 0,08$ à $4,79 \mu\text{m} \pm 0,06$).

Les cellules acidophiles "pro 1" elles-mêmes présentent des noyaux sensiblement plus gros que chez les témoins (fig. 1, pl. IV) et présentent une certaine affinité pour l'HPb.

Dans la méta-adénohypophyse, deux catégories cellulaires sont habituellement discernables au C.W. ou au T.C.H. L'une est constituée de petites cellules anguleuses basophiles constamment en bordure des nombreuses digitations ramifiées de la neuro-hypophyse et l'autre, de cellules plus grosses, situées plutôt à l'intérieur des cordons épithéliaux et qui renferment de fines granulations acidophiles intracytoplasmiques. La coloration de MacConaill ne révèle électivement et fortement dans ce lobe que le premier type en colorant des granulations HPb-positives. L'autre type cellulaire présente une dicrète PAS-positivité.

Chez tous les témoins, les cellules du premier type, légèrement globuleuses à anguleuses, ne renferment qu'assez peu de grains HPb-positifs. Chez les tanches traitées par la métopirone, la dégranulation de ces cellules est complète, mais leur identification reste possible par l'aspect de leurs noyaux bien cerclés, avec des mottes de chromatine fréquemment disposées en "aiguille de montre". Le noyau est un peu plus gros, plus clair, mais ne renferme pas de nucléole très évident. Les cellules elles-mêmes ne semblent pas non plus considérablement hypertrophiées et restent assez anguleuses.

Le deuxième type cellulaire présente une faible acidophilie chez les témoins et l'on rencontre toujours, contre la méso-adénohypophyse, une large coulée de ces cellules qui présentent un aspect plus actif que celles des régions postérieures du lobe. La métopirone, accentue et généralise l'hyperactivité de ce type cellulaire : le noyau bien sphérique, hypertrophié, très clair, possède alors un nucléole très volumineux : la dégranulation et le développement de l'ergastoplasme confèrent au cytoplasme une nette basophilie (fig. 3, pl. IV).

III — DISCUSSION

Chez nos tanches traitées par la métopirone, nous avons donc observé une activation de trois catégories de cellules ce qui, *a priori*, rend délicate, dans ces conditions, la caractérisation du type cellulaire corticotrope. Nous pouvons cependant tenter d'interpréter, en les comparant, les variations de chacune d'entre elles.

Les modifications les plus nettes d'activation cellulaire, qui peuvent être mises en rapport avec les transformations de l'interrénal chez les sujets traités à la métopirone, concernent les cellules HPb-positives de la pro-adénohypophyse. D'autre part, les affinités tinctoriales de ces cellules et leur disposition en "bordure discontinue" le long des digitations neuro-hypophysaires permettent de les assimiler aux cellules de la "bandelette dorsale" de certains autres Téléostéens, considérées comme corticotropes par de nombreux auteurs (Cf. OLIVEREAU, 1970 a). La coïncidence entre l'intensité de leur activation et celle de l'interrénal a déjà été signalée chez des tanches non expérimentées mais de tailles très différentes entre elles (OLIVEREAU, 1970 a). Ces diverses raisons sont toutes très en faveur de leur signification fonctionnelle corticotrope.

Seules parmi les autres catégories cellulaires de la pro-adénohypophyse, les acidophiles semblent réagir

quelque peu au traitement. Chez l'Anguille, ces cellules et les thyroïdées réagissent secondairement au traitement ; il en est de même chez *Poecilia* où ces dernières, PAS et bleu alcian-positives sont méso-adénohypophysaires (BALL et OLIVEREAU, 1966).

La stimulation des cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse est beaucoup plus faible que celle des cellules HPb-positives de la pro-adénohypophyse. Notons que si leur localisation dans la méta-adénohypophyse, comme leur affinité pour l'HPb, évoque déjà leur rôle éventuel dans l'élaboration d'une hormone mélanostimulante, leurs variations paraissent bien parallèles à l'intensité de pigmentation de nos divers sujets. Elles sont en effet peu granuleuses chez nos témoins déjà sombres, et sont entièrement dégranulées chez des tanches assombries par la métopirone comme le sont l'Anguille et *Poecilia* soumis au même traitement (OLIVEREAU, 1965 ; BALL et OLIVEREAU, 1966).

Pourtant l'état de stimulation de ces cellules après métopirone semble loin d'être maximal comparé à celui qui existe chez des tanches appartenant à d'autres séries expérimentales ou non. C'est pourquoi, cette réponse chromatique au traitement pourrait surtout être due, comme chez *Poecilia latipinna* et *Anguilla anguilla* (BALL et OLIVEAU, 1966) à une activité mélanostimulante intrinsèque de l'ACTH abondamment libérée dans le milieu circulant. Cette hormone stimule la mélanogénèse chez *Carassius auratus* (CHAVIN, 1956) et un effet analogue n'est peut-être pas à écarter chez la Tanche.

A l'inverse, les cellules du deuxième type de la méta-adénohypophyse, toujours d'aspect actif chez nos témoins, sont très hyperactivées par la métopirone chez nos animaux. OLIVEREAU (1967) a déjà signalé un effet stimulant de la métopirone sur les cellules de ce type chez l'Anguille. Néanmoins chez *Anoptichthys jordani* (MATTHEIJ, 1968 b), *Oncorhynchus nerka* et *Salmo gairdnerii* (FAGERLUND, McBRIDE et DONALDSON, 1968), seules les cellules HPb-positives pro-adénohypophysaires sont modifiées par le traitement.

Des cellules semblables sont fortement stimulées chez le Muge capturé en eau douce ou même saumâtre, ou ayant subi un élevage en milieu dont la salinité est progressivement décroissante (OLIVEREAU, 1968 a). De la même façon, l'Anguille soumise à un séjour en milieu déminéralisé présente une forte hypertrophie des

cellules méta-adénohypophysaires, non HPb-positives surtout (OLIVEREAU, 1967). Inversement, ces cellules sont mises au repos en milieu alcalin. Ces grandes cellules acidophiles régressent en taille et en nombre chez le Carassin après 6 heures d'immersion dans le NaCl à 0,7 % (CHAVIN, 1956). Elles sont également atrophiées et dégranulées chez l'Anguille argentée européenne (OLIVEREAU, 1969 b) et l'Anguille japonaise d'élevage (KAWASHIMA et HIRANO, 1968) après transfert en eau de mer ou chez *Oryzias latipes* dans les mêmes conditions (KAWASHIMA et HIRANO, 1968). Ainsi, la présente stimulation de ces cellules chez la Tanche pourrait résulter d'un déséquilibre osmotique, vraisemblablement par déperdition minérale, provoqué indirectement par la métopirone et non par la levée d'un effet spécifiquement inhibiteur des corticoïdes sur elles.

Nous serons donc amenés à vérifier en premier lieu si les corticostéroïdes ne peuvent effectivement mettre au repos ces cellules du lobe intermédiaire, en utilisant la dexaméthasone dont l'effet inhibiteur sur la sécrétion de corticotropine est extrêmement puissant. Nous chercherons ensuite, par modification de la salinité du milieu extérieur, à vérifier si les cellules méta-adénohypophysaires du type 2 subissent des modifications morphologiques analogues à celles du Cyprin, du Muge, de l'Anguille ou de *Oryzias latipes*. Les modifications corrélatives de l'interrénal et des cellules considérées comme corticotropes seront bien entendu rapportées. A l'aide de ces résultats nous tenterons de discuter les différentes hypothèses de l'action vraisemblablement déminéralisante de la métopirone, en rapport avec les données récentes concernant l'intervention des corticostéroïdes des Téléostéens, dans les mécanismes de la régulation hydro-minérale.

IV — RESUME

Le traitement par la métopirone de la Tanche fait réagir quatre catégories cellulaires de l'adénohypophyse. Les cellules les plus modifiées de la pro-adénohypophyse sont HPb-positives et analogues à celles de la "bandelette dorsale" des autres Téléostéens, considérées comme corticotropes en raison de la bonne coïncidence de leur stimulation avec celle de l'interrénal. La fonction des cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse est invoquée dans le contrôle de la pigmentation tandis que les cellules P.A.S.-positives de ce lobe et les acidophiles de la pro-adénohypophyse pourraient être impliquées dans le contrôle de l'équilibre hydrominéral probablement perturbé par la métopirone. Nous serons

néanmoins amené à tenter de dissocier cette triple réponse par divers protocoles expérimentaux et en

premier lieu par l'action de la dexaméthasone, tout en observant l'état de stimulation corrélatif de l'interrénal.

CHAPITRE QUATRIEME

EFFETS DE LA DEXAMETHASONE SUR L'INTERRENAL ET L'ADENOHYPOPHYSE DE LA TANCHE. ETABLISSEMENT DE LEURS CORRELATIONS

L'inhibition de l'élaboration des corticostéroïdes sous l'effet de la métopirone a entraîné la stimulation de l'interrénal de la Tanche par une hypersécrétion de corticostimuline. Plusieurs types cellulaires de l'adénohypophyse réagissent au traitement. Toutes les réponses n'apparaissent pas spécifiques mais deux d'entre elles sont extrêmement fortes. Nous nous proposons donc de tenter de dissocier les réponses de ces types cellulaires en ayant recours au procédé expérimental inverse : les tanches sont traitées par la dexaméthasone pour mettre électivement au repos les cellules corticotropes. En effet, ce stéroïde de synthèse, qui est une méthylprédnisone fluorée, présente un pouvoir de freinage de la sécrétion corticotrope 25 à 30 fois plus fort que celui du cortisol (JAYLE et al., 1960). L'indice de la diminution de l'élaboration de corticotropine sera par définition l'état d'activité histologique de l'interrénal, estimé spécialement par caryométrie. Nous chercherons naturellement à établir le synchronisme de la régression éventuelle de l'interrénal avec la mise au repos la plus évidente des catégories de cellules de la pro- ou de la méta-adénohypophyse.

Les résultats présentés ici ont déjà été publiés (ROMAIN, 1974).

I — MATERIEL ET METHODES

Les tanches utilisées pour cette série expérimentale appartiennent à un second lot d'animaux de 130 à 170 g provenant d'un élevage piscicole d'Arcier (Doubs). Elles sont conservées 15 jours avant toute expérimentation en bacs de 800 l pour leur acclimatation. Comme précédemment les bacs expérimentaux de 70 l ne sont peuplés que de 5 poissons au maximum. L'eau y est épurée sur filtre "Werke" et oxygénée par diffuseur d'air. La température de 11°C ne s'est élevée que de 2°C durant les 15 jours de l'expérimentation. La photopériode est naturelle bien que la pièce soit quelque peu obscurcie.

Les animaux reçoivent 1 injection tous les 3 jours et furent disséqués deux jours après la cinquième au début de mai 1972. L'injection intrapéritonéale a été faite en avant des nageoires abdominales par une aiguille

de faible calibre. Cinq tanches furent ainsi traitées par 1 mg de dexaméthasone (Soludécadron) dans 1 ml de solution diluée par le Ringer. Deux autres reçurent 3 mg de dexaméthasone dans le même volume injecté. Cinq autres reçurent une injection de 1 ml de Ringer seul, à la même fréquence, mais un poisson mourut après 6 jours. Enfin, cinq tanches témoins furent élevées simultanément dans les mêmes conditions, toute injection exceptée, mais seulement 4 d'entre elles furent sacrifiées en même temps que les animaux injectés.

II — RESULTATS

1 — L'interrénal

Dans tous les cas les tanches traitées par la dexaméthasone à l'une ou l'autre dose injectée, présentent un interrénal nettement atrophié. En effet, les épais manchons épithéliaux, qui colonisent profondément le tissu lymphoïde du rein céphalique par des bourrelets massifs et pénétrants chez les témoins, sont d'importance beaucoup plus réduite chez les traités (fig. 1, pl. V). Il n'existe plus dans le rein céphalique de ces animaux que des cordons relativement grêles de cellules interrénaliennes elles-mêmes nettement atrophiées. Les manchons épithéliaux de l'interrénal autour des veines sont plus rares et fréquemment incomplets. Les cellules chromaffines vraisemblablement par contre-coup occupent à l'intérieur de l'épithélium une place plus importante que chez les témoins sans être réellement numériquement prépondérantes. Ces cellules semblent d'ailleurs particulièrement actives mais il n'est pas actuellement dans notre propos de déterminer si elles répondent effectivement au traitement.

Les granulations acidophiles des cellules de l'interrénal sont assez peu distinctes, bien que les cellules elles-mêmes restent fortement fuchsinophiles. Par contre, la vacuolisation est assez bien conservée. Les modifications cytologiques les plus frappantes concernent l'aspect et la forte diminution de taille du noyau. Ces noyaux apparaissent bien chargés en matériel chromatique et sont pratiquement tous dépourvus de nucléole. Leur

forme assez globuleuse n'est plus sphérique mais irrégulière, suggérant des plissements de la membrane nucléaire. Il n'existe pas cependant d'uniformité dans leur aspect morphologique. Ils sont surtout toujours de taille très réduite. Les données caryométriques rapportées au tableau II confirment cette atrophie nucléaire des cellules de l'interréal des tanches soumises à la dexaméthasone. Cette diminution de la taille nucléaire est statistiquement très significative ($P < 0,001$) après comparaison des petits échantillons de valeurs moyennes obtenues chez les expérimentés et chez les témoins par le test de Student.

La dexaméthasone elle seule semble bien responsable de la mise en hypo-activité de l'interréal. En effet, le solvant ne semble pas avoir d'effets aussi nets et constants sur les dimensions nucléaires de ce tissu glandulaire. Dans un cas, des cellules semblent assez actives avec de gros noyaux nucléolés (fig. 5, pl. V), mais dans un autre cas, on constate une nette atrophie nucléaire bien que le tissu, contrairement aux animaux traités par la dexaméthasone, reste bien représenté. Les autres cas sont intermédiaires et analogues à celui des témoins non injectés. Par ailleurs, la comparaison statistique des valeurs nucléaires de l'interréal de ces animaux avec celles des témoins n'est pas significative.

2 — L'hypophyse

a - Le traitement par la dexaméthasone n'affecte électivement que les cellules HPb-positives de la pro-adénohypophyse (ou cellules Pro-2).

Les cellules de ce type sont de taille considérablement réduite après action du stéroïde de synthèse aux diverses doses utilisées et adoptent une forme anguleuse très pincée. Seuls les granules HPb-positifs résiduels permettent de les identifier après coloration de MacConaill. Chez la plupart des animaux traités, l'hématoxyline plombique ne révèle plus que quelques amas granulaires dans de rares cellules particulièrement étriquées, d'apparence dégénérée. Cette charge granuleuse très faible peut également être mise en évidence par le tétrachrome de Herlant (TCH) qui la colore en violet. Le cytoplasme se limite à une bordure plus ou moins étroite autour du noyau et émet un prolongement grêle et très colorable. Les noyaux eux-mêmes sont plus ou moins fortement atrophiés. De globuleux à allongés, ils renferment de gros grains de chromatine et sont d'aspect extrêmement sombre. Chez un animal, l'atrophie cellulaire ne semble pas aussi complète et le cytoplasme reste abondamment chargé de granules qui confèrent à la

cellule, toutefois réduite, une forte HPb-positivité (fig. 2, pl. V).

Les cellules acidophiles (Pro-1) de ce lobe ne semblent pas affectées par le traitement. Comme chez les témoins, elles présentent dans une même hypophyse deux états de charge granulaire au T.C.H. Certaines sont très chargées en granules érythrosinophiles et peuvent prendre un aspect hyperchromatique rouge sombre tandis que de grosses vacuoles sont discernables. D'autres, par contre, sont assez peu pourvues de granules et apparaissent presque chromophobes. Quoi qu'il en soit, le noyau arrondi et clair reste volumineux et nucléolé après traitement par la dexaméthasone.

Les cellules PAS-positives de la pro-adénohypophyse ne sont pas non plus modifiées par les injections. Ces cellules multipolaires conservent leur noyau globuleux, bien cerclé, clair mais non nucléolé.

L'étude de la méta-adénohypophyse est extrêmement intéressante chez les animaux de cette série ; d'abord parce que l'aspect des cellules acidophiles est éminemment variable parmi les animaux traités par la dexaméthasone, ce qui suggère bien sûr leur indépendance vis-à-vis du fonctionnement de l'interréal uniformément réduit chez tous ; ensuite parce que les cellules HPb-positives de ce lobe, chez tous les animaux, traités ou non, atteignent d'étonnants aspects d'activation. La taille de la cellule, sa configuration globuleuse, sa vacuolisation et son hypertrophie nucléaire atteignent des proportions qui étaient insoupçonnables chez les animaux étudiés jusqu'ici (schéma 4, CHAPITRE SIXIEME).

Lorsque les cellules acidophiles de type 2 de la méta-adénohypophyse apparaissent actives, leur basophilie et leur taille nucléaire leur confèrent un aspect assez voisin des cellules de type 1. Même après coloration à l'HPb, les cellules de type 1 étant elles-mêmes très hypertrophiées et pratiquement totalement dégranulées, la distinction devient difficile entre les deux types cellulaires en raison du faible contraste. Chez les poissons traités à la dexaméthasone, ce cas se produit 4 fois sur 7 bien que l'hypertrophie des cellules méta 2 ne soit entièrement généralisée à l'ensemble du lobe que chez deux tanches seulement. Chez les autres animaux, ces cellules présentent des noyaux peu actifs mais n'apparaissent néanmoins que faiblement acidophiles.

b - Les injections de Ringer

Les modifications pro-adénohypophysaires ne sont

TEMOINS NON INJECTES

N°	POIDS EN g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
79	106	M	V	15	3460
80	112	F	V	15	3392
81	147	M	V	15	3315
82	112	M	P	15	3912

RINGER 1 ml/3 jours

75	129	F	P	15	3308
76	105	F	J	15	2832
77	130	M	J	15	3621
78	120	M	P	15	3272

DEXAMETHASONE 1 ml/1ml/3 jours

68	116	F	V F	15	2806
69	139	F	V F	15	2788
70	128	F	V F	15	2705
71	157	F	V F	15	2485
72	120	M	S	15	2685

DEXAMETHASONE 3 mg/1ml/3 jours

73	123	M	S	15	2645
74	126	M	S	15	2753

. P = pâle ; J = jaune ; V = vert ; V F = vert foncé ; S = sombre.

. Résultats des valeurs nucléaires de l'interrénal :

— significativement plus petits par rapport aux témoins

non injectés pour les animaux traités à la dexaméthasone : $T = 7,369$, $P < 0,001$.

— non significatifs pour les témoins injectés.

TABLEAU II

pas dues à l'effet de la solution saline isotonique diluante comme le montre l'étude de l'adénohypophyse des témoins injectés.

Les cellules Pro 2 ou HPb-positives de la pro-adénohypophyse des témoins injectés présentent dans la plupart des cas un aspect analogue à celui des mêmes cellules appartenant aux tanches non injectées ; c'est-à-dire que le cytoplasme est bien représenté et renferme d'abondants granules très fins mais bien distincts. Les noyaux sont d'apparence assez active. Un animal ayant reçu les injections de liquide de Ringer présente des cellules de ce type sensiblement plus granuleuses, avec des noyaux peu actifs.

Les cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse ou méta 1 montrent cette activation inattendue et vraiment générale parmi tous les poissons expérimentés ou non de cette série. Elles appartiennent au type 3 d'activation, défini après étude comparative de leurs modifications naturelles ou expérimentales chez un relativement grand nombre d'animaux. Un animal, parmi les témoins injectés, présente toutefois des cellules semblables nettement plus actives, dont la dégranulation et la vacuolisation cytoplasmiques sont plus importantes, et noyau et nucléole plus proéminents. Ces cellules peuvent être rangées dans le type morphologique d'activation n° 4 tel qu'il est représenté sur le schéma 4 (CHAPITRE SIXIEME).

Comme les cellules du premier type de la méta-adénohypophyse, les cellules du second type qui n'apparaissent pas modifiées par le traitement à la dexaméthasone ne sont pas modifiées non plus par le véhicule de l'injection. Ces cellules très faiblement acidophiles présentent, comme chez les témoins non injectés, des noyaux bien actifs et fortement nucléolés, soit dans les larges cordons antérieurs du lobe, soit jusque dans la zone postérieure finement divisée par la neurohypophyse digitiforme et ramifiée. Un animal présente des cellules hypoactives appartenant à ce type. Ce cas exceptionnel pour l'activité des cellules méta 2 est indépendant des exceptions citées à la fois pour les cellules HPb-positives de la pro-adénohypophyse et celles de la méta-adénohypophyse.

III — DISCUSSION

La démonstration directe de l'effet inhibiteur des corticostéroïdes sur la sécrétion de corticotropine (dont on a pris pour indice l'aspect cytologique de l'interrénal) a été réalisée chez quelques espèces de Téléostéens. Les

extraits de cortex surrénal (CHAVIN, 1956), ou divers corticostéroïdes rencontrés dans les incubats de l'interrénal des espèces expérimentées, provoquent l'atrophie plus ou moins prononcée des cellules interrénaliennes (CHAPITRE DEUXIEME, I). OLIVEREAU (1966 a ; 1972 a) et VAN OVERBEEKE et McBRIDE (1971) établissent la corrélation entre la régression de l'interrénal et l'atrophie accompagnée de dégranulation des cellules HPb-positives de la pro-adénohypophyse sous l'effet inhibiteur du cortisol.

La dexaméthasone a été utilisée comme inhibiteur de l'ACTH chez quelques Téléostéens dont le taux de corticostéroïdes plasmatiques subit une chute consécutive à la mise au repos de l'interrénal sous l'effet, par conséquent indirect, du stéroïde synthétique (CHAPITRE DEUXIEME, I). FARGERLUND et McBRIDE (1969) n'observent que des modifications adénohypophysaires assez mineures, consistant en une faible dégranulation, uniquement au niveau des cellules HPb-positives de la pro-adénohypophyse de *Oncorhynchus nerka* traité par la dexaméthasone dont l'effet semble seulement s'opposer à l'effet stressant des injections. Conformément aux résultats de ces derniers auteurs, seules les cellules HPb-positives de la pro-adénohypophyse sont modifiées électivement chez la Tanche traitée par la dexaméthasone. Les modifications sont toutefois beaucoup plus spectaculaires que chez le Saumon du Pacifique car la régression de ces cellules est quasi totale dans la plupart des cas. Corrélativement, l'interrénal nous apparaît très hypoactif, l'injection par elle-même n'ayant pas d'effet statistiquement significatif sur la taille nucléaire des cellules du tissu (tableau II).

Les cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse ne sont pas modifiées par le traitement alors qu'elles sont très réduites chez l'Anguille sous l'effet du principal corticostéroïde naturel, le cortisol (OLIVEREAU, 1966 a ; 1972 a). Corrélativement, la pigmentation mélanique de cette espèce et de *Fundulus heteroclitus* régresse beaucoup et fait place à l'argenture (OLIVEREAU, 1966 a ; PICKFORD citée par OLIVEREAU, 1971).

Malgré l'involution de l'interrénal, les cellules acidophiles de la méta-adénohypophyse qui étaient très hyperactivées par la métopirone (CHAPITRE TROISIEME) restent bien actives. Il n'apparaît donc pas vraisemblable qu'elles puissent élaborer une corticotropine. Ces résultats confirment donc le parallélisme étroit entre les cellules HPb-positives de la pro-

adénohypophyse et celles de l'interrénal, déjà observé après traitement par la métopirone. Ils consacrent l'interprétation déjà formulée du fonctionnement corticotrope chez ce type de cellules hypophysaires.

Ainsi, comme chez *Acanthobrama terrae-santae* (YARON, 1970), la dexaméthasone réalise une sorte d'interrénalectomie fonctionnelle chez la Tanche. Il est en effet raisonnable de penser, à l'examen de l'épithélium interrénalien très hypoactif, que fort peu de corticostéroïdes sont élaborés. La suppression des effets gluco—et minéralocorticoïdes peut vraisemblablement être largement compensée par ceux de la dexaméthasone. En effet, les stéroïdes halogénés de synthèse ont une puissance rétentrice de sel beaucoup plus élevée, ainsi qu'une plus forte activité glucocorticoïde que les hormones naturelles. La transformation du cortisol en prédnisolone par l'établissement d'une double liaison entre les carbones 1 et 2 confère à la molécule une activité de type glucocorticoïde qui est triplée à quintuplée sans augmentation notable des capacité minéralocorticoïdes. La dexaméthasone ou 9 α -fluoro—16 α -méthyprédnisolone présente également de puissantes actions de type glucocorticoïde, dont d'actifs effets anti-inflammatoires (BUNIN, 1959), mais également une capacité retentrice de sel remarquablement augmentée (cf. TEPPERMAN, 1968). Chez la Tanche traitée par la dexaméthasone, on observe une absence de réaction des cellules hypophysaires considérées généralement comme modifiées assez spécifiquement par les déséquilibres hydrominéraux [tels qu'ils se produisent après interrénalectomie vraie, par ablation chirurgicale chez l'Anguille (OLIVEREAU et OLIVEREAU, 1968; BUTLER, CLARKE, DONALDSON et LANGFORD, 1969)]. Il est donc vraisemblable que la dexaméthasone exerce ici un effet minéralo-rétenseur.

Nous nous sommes donc préoccupés de savoir si la dexaméthasone favorise la survie des tanches placées en eau distillée. En effet, on ne peut maintenir en vie des tanches placées dans l'eau distillée au delà de 3 jours et demi à 4 jours, en raison d'une intense et persistante déperdition ionique au niveau des branchies (résultats non publiés de la mesure par photométrie de flamme du bilan des échanges de sodium branchial). Les poissons traités par la dexaméthasone survivent bien dans le milieu déminéralisé, mais l'injection de liquide de Ringer suffit à elle seule à assurer sensiblement le même effet. D'autre part, infortunément, nous n'avons pas prélevé de tissu hépatique pour rechercher les modifications éventuelles du dépôt de glycogène.

Le problème de l'existence d'un rôle de l'interrénal de la Tanche dans les mécanismes régulateurs de la balance hydro-minérale reste entier. Nous sommes amenés à envisager les modifications du tissu cortical et de l'hypophyse chez des tanches soumises à des conditions antagonistes de salinité extérieure.

IV — RESUME

L'interrénal de la Tanche est indiscutablement mis en hypo-activité après 5 injections de 1 mg comme de 3 mg de dexaméthasone tous les 3 jours. Les cellules hématoxyline au plomb-positives de la pro-adénohypophyse sont électivement réduites par le traitement. Le véhicule de l'injection, par ailleurs, n'a pas d'effet significatif, ni sur l'interrénal, ni sur l'hypophyse.

Ces cellules pro-adénohypophysaires colorées par la technique de MacConaill sont donc bien corticotropes.

CHAPITRE CINQUIEME

MODIFICATIONS DE L'INTERRENAL ET DE L'ADENOHYPOPHYSE CHEZ LA TANCHE SOUMISE A DES MILIEUX AMBIANTS HYPO— ET HYPERMINERALISES

Les effets de l'interrénalectomie fonctionnelle de la Tanche traitée par la métopirone, et tout particulièrement les modifications adénohypophysaires entraînées au niveau de types cellulaires connus chez certains téléostéens pour réagir par hypersécrétion en cas de déperdition électrolytique, nous ont amené à envisager le rôle des élaborations de l'interrénal dans l'homéostasie osmotique chez cette espèce. L'absence de semblables modifications adénohypophysaires après cette autre suppression du fonctionnement interrénalien que provoque le traitement par la dexaméthasone ne contredit pas cette éventualité. En effet, ce Δ^1 -fluoro-méthylcortisol possède vraisemblablement des potentialités périphériques analogues ou supérieures à celles des corticoïdes endogènes, dont le principal (le cortisol) manifeste précisément des effets rétenseurs d'ions chez certains Téléostéens d'eau douce (cf. CHESTER JONES, 1968 ; MAETZ, 1969).

Nous sommes donc amenés, en soumettant nos poissons sténohalins à deux conditions antagonistes de salinité extérieure, c'est-à-dire à des milieux hypo— et hyperminéralisés, à rechercher si l'interrénal et les cellules corticotropes sont effectivement mis en jeu pour s'opposer au déséquilibre éventuel de la balance hydro-minérale. L'étude histophysiologique de l'adénohypophyse apportera en outre l'avantage de vérifier les réactions des cellules acidophiles du lobe antérieur et de celles du lobe intermédiaire lors des diverses modifications expérimentales de la salinité du milieu d'élevage. Accessoirement, nous avons cherché à estimer les variations de la neurosécrétion Gomori-positive dans le lobe postérieur et le noyau préoptique.

Avant de rapporter nos propres résultats, nous tenterons de faire le point des connaissances actuelles relatives à quelques aspects de la régulation hydro-minérale par voie endocrine chez les Téléostéens.

I — FACTEURS ENDOCRINES CONTRIBUANT AU MAINTIEN DE L'EQUILIBRE HYDRO- MINERAL CHEZ LES TELEOSTEENS

Un certain nombre de glandes endocrines ou de systèmes neuro-hormonaux ont été invoqués à propos de la régulation hydrique et minérale des Téléostéens. Il n'est naturellement pas de notre propos de les évoquer tous. Une attention toute particulière doit être portée aux données concernant l'intervention directe des élaborations de certains types cellulaires de l'adénohypophyse dans cette homéostasie. Nous traiterons également de l'effet des peptides neurohypophysaires car nous nous sommes préoccupé des variations de la neurosécrétion Gomori-positive hypothalamique chez la Tanche. Mais surtout, les diverses connaissances relatives à l'intervention des hormones interrénaliennes dans le maintien de l'osmolarité du milieu intérieur des Téléostéens seront nécessairement rapportées de façon assez détaillée. A ce propos, nous serons tenu d'évoquer le rôle des corpuscules de Stannius en raison de l'existence de certaines hypothèses en faveur de leur corrélation avec l'interrénal.

1 — ROLE DE L'HYPOPHYSE ANTERIEURE

a. Cellules érythrosinophiles de la pro-adénohypophyse et prolactine

Quelle que soit la disposition des cellules érythrosinophiles de la pro-adénohypophyse parmi les Téléostéens, en cordons ou en follicules, le rappel embryologique que nous avons présenté au CHAPITRE PREMIER montre qu'il s'agit bien dans tous les cas du même type cellulaire. D'autre part, l'analogie souvent étroite des affinités tinctoriales et des réactions histo-chimiques de ces cellules avec les cellules de lactation de l'hypophyse des Mammifères a été signalée chez l'Anguille par OLIVEREAU et HERLANT (1960) et OLIVEREAU (1960).

L'ultrastructure de ces cellules est également comparable à celle des cellules prolactiniques mammaliennes, spécialement en égard à l'aspect du reticulum endoplasmique juxtanucléaire, pouvant être considéré comme un "Nebenkern" (FOLLENIUS et PORTE, 1960, 1961 a ; FOLLENIUS, 1963 ; KNOWLES et VOLLRATH, 1966 a et b ; VOLLRATH, 1966 ; ÖZTAN, 1966 ; DHARMAMBA et NISHIOKA, 1968 ; COOK et VAN

OVERBEEKE, 1969).

La conjecture de l'élaboration de "prolactine" par ces cellules paraît renforcée si l'on considère le mimétisme de leurs réactions histophysiologiques après radiothyroïdectomie avec celles qui se produisent chez les Mammifères dans les conditions expérimentales équivalentes (OLIVEREAU, 1963 a).

Différentes indications concernant la probabilité de l'existence d'une hormone similaire à la prolactine ont été recensées chez les Téléostéens par PICKFORD et ATZ (1957). Il demeure que la découverte par PICKFORD et KOSTO (1957) de l'effet mélanogène de la prolactine ovine chez *Fundulus heteroclitus* représentait pour eux la signification fonctionnelle de cette hormone dont ils considéraient jusqu'alors la présence comme "inexplicable".

A l'heure actuelle, d'autres effets de la prolactine endogène des Téléostéens sont connus, tout particulièrement en relation avec les mécanismes osmorégulateurs, et des observations corrélatives de l'activité des cellules acidophiles pro-adénophysaires ont été rapportées.

- a1. Effet de l'hypophysectomie sur la survie en eau douce des Téléostéens hypophysectomisés et thérapeutique reconstitutive par la prolactine.

Espèces non-tolérantes à l'hypophysectomie

PICKFORD (1953) nota qu'après ablation de l'hypophyse de *Fundulus heteroclitus* le poisson ne peut survivre de façon prolongée en eau douce. Chez la même espèce et dans les mêmes conditions, BURDEN (1956) observe une chute de la pression osmotique plasmatique, et en particulier une diminution des chlorures qui ne représentent plus que 43 % de la teneur normale au moment de la mort. De plus le maintien de leur survie prolongée en eau de mer diluée lui suggère qu'un facteur hypophysaire est indispensable au maintien de l'équilibre minéral de cette espèce euryhaline placée en eau douce. Ce facteur est identifié comme une hormone voisine de la prolactine, puisque seules des injections de prolactine (mammalienne) constituent une thérapeutique de remplacement en maintenant en vie le *Fundulus* hypophysoprivé élevé en eau douce (PICKFORD et PHILLIPS, 1959).

De nombreux autres travaux confirment ces phénomènes et cette interprétation. Ainsi, l'augmentation de la salinité extérieure (eau de mer diluée au 1/3) est nécessaire à la survie des hypophysoprives de plusieurs espèces :

<i>Poecilia (Mollienesia) formosa</i> ,	BALL et KALLMAN (1962)
<i>Poecilia latipinna</i> ,	BALL et OLIVEREAU (1964)

<i>Gambusia sp.</i> ,	SCHREIBMAN et KALLMAN (1965)
	CHAMBOLLE (1966)
<i>Xiphophorus sp.</i> ,	SCHREIBMAN et KALLMAN (1966)

autres genres d'Athériniformes :

<i>Rivulus</i> , <i>Aplocheilichthys</i> ,	SCHREIBMAN et KALLMAN (1969)
<i>Notobranchius</i> , <i>Xenotoca</i> ,	
<i>Betta splendens</i> ,	
(Perciformes, Anabantidae)	SCHREIBMAN et KALLMAN (1965)
<i>Tilapia mossambica</i> ,	
(Perciformes, Cichlidae)	HANDIN, NANDI et BERN (1964)

Cet effet, chez *Gambusia*, semble lié davantage à l'augmentation de la tension osmotique ou de la viscosité du milieu extérieur qu'à la nature de ses constituants, car CHAMBOLLE (1966) enregistre des résultats positifs avec des solutions de glucose ou de saccharose à 35/1000, ou de Subtosan à 5 %.

Chez les espèces citées, l'effet déterminant sur la survie en eau douce de l'administration de prolactine mammalienne a été également bien mis en évidence (BALL et OLIVEREAU, 1964 ; PICKFORD, ROBERTSON et SAWYER, 1965 ; SCHREIBMAN et KALLMAN, 1966 ; CHAMBOLLE, 1966 ; DHARMAMBA, HANDIN, NANDI et BERN, 1967).

Certains individus parmi les espèces citées survivent occasionnellement en eau douce, mais des résidus de la glande, dont les cellules de type Pro₁ sont bien actives, en sont responsables (BALL, 1965 a ; SCHREIBMAN et KALLMAN, 1966). De la même façon, l'hypophysectomie partielle voulue assure le même résultat si elle préserve la partie hypophysaire rostrale (BALL, 1965 b).

Les Cyprinodontes hypophysoprives peuvent également survivre en eau douce s'ils reçoivent une greffe hypophysaire ectopique (BALL et KALLMAN, 1962 ; SCHREIBMAN et KALLMAN, 1962 ; SCHREIBMAN et KALLMAN, 1965). La zone rostrale transplantée peut à elle seule provoquer cet effet (BALL, 1965 c). Les cellules érythrocytaires de la zone rostrale de la greffe sont stimulées dans ces conditions et présentent une hypertrophie du nucléole et du noyau, parfois mitotique, avec dégranulation partielle du cytoplasme et augmentation de son ARN (BALL et OLIVEREAU, 1965). Les autres types cellulaires du transplant sont tous plus ou moins involués (cf. OLIVEREAU, 1967 b).

Espèces tolérantes à l'hypophysectomie

Il semble bien cependant que, dans d'autres groupes de

Téléostéens, ou pour d'autres espèces, l'hypophyse ne soit pas indispensable à la survie en eau douce. C'est le cas des espèces suivantes :

Clupéiformes :	
<i>Salmo gairdnerii</i> ,	DONALDSON et McBRIDE (1967)
Cypriniformes :	
<i>Phoxinus phoxinus</i> ,	GIERSBERG (1932)
<i>Rhodeus amarus</i> ,	BRETSCHNEIDER et DUYVENE DE WIT (1941)
<i>Carassius auratus</i> ,	CHAVIN (1956) ; YAMAZAKI (1961)
<i>Couesius plumbeus</i> ,	AHSAN (1966)
S/O. Siluroïdeï :	
<i>Ameiurus melas</i> , <i>A. nebulosus</i> ,	ABRAMOWITZ (1937) ; WEIL (1937) ; OSBORN (1941) ; PARKER (1941)
<i>Heteropneustes fossilis</i>	SUNDARARAJ et GOSWANI (1965)
Anguilliformes :	
<i>Anguilla rostrata</i> et <i>A. anguilla</i> ,	PARKER (1945) ; VILTER (1945) ; FONTAINE, CALLAMAND et OLIVEREAU (1949) ; BUTLER (1966)
<i>Anguilla japonica</i> ,	HIRANO (1967)
Perciformes :	
<i>Ophicephalus punctatus</i> ,	ROY (1964)

Toutefois, il est remarquable que la survie des espèces non résistantes en eau douce après hypophysectomie peut être provoquée par des extraits hypophysaires bruts de représentants des groupes ci-dessus énumérés comme La Perche (BURDEN, 1956) ou La Carpe (PICKFORD, ROBERTSON et SAWYER, 1965). Les hypophyses de ces espèces tolérantes à l'hypophysectomie renferment donc également le facteur de survie en eau douce, c'est-à-dire une hormone analogue à la prolactine, car cette hormone est seule capable d'assurer la survie du poisson hypophysoprivé à l'exclusion de toute autre (BURDEN, 1956 ; PICKFORD et PHILIPPS, 1959 ; PICKFORD, ROBERTSON et SAWYER, 1965 ; SCHREIBMAN et KALLMAN, 1966 ; BALL et ENSOR, 1967). Cependant chez *Gambusia*, l'injection de synacthène, hormone corticotrope de synthèse donc non contaminée par la prolactine, provoque la survie des hypophysoprives pendant 20 jours, alors que la prolactine permet une survie excédant 2 mois (CHAMBOLLE, 1970). L'A.C.T.H. intervient par stimulation de l'activité de l'interrénal dont l'effet sur les mécanismes osmorégulateurs fera l'objet d'un chapitre séparé.

a2. Analogie des perturbations électrolytiques dues à l'hypophysectomie parmi les espèces tolérantes ou non et leur correction par la prolactine.

Bien que le Cyprin survive longtemps en eau douce après hypophysectomie, il présente une forte baisse de son osmolarité plasmatique qui peut être nettement corrigée par administration de prolactine ovine (DONALDSON, YAMAZAKI et CLARKE, 1968). En outre, les mêmes auteurs montrent que l'extrait acétonique d'hypophyse du Saumon, *Onchorhynchus tshawytscha*, restaure encore plus efficacement la composition du plasma. De la même façon, la chute lente de la teneur des ions plasmatiques de l'Anguille hypophysectomisée est réduite par le traitement à la prolactine (OLIVEREAU et CHARTIER-BARADUC, 1966 ; MAETZ, MAYER et CHARTIER-BARADUC, 1967). La survie à l'hypophysectomie de ces espèces semble donc dépendre de leur résistance particulière à la dilution du milieu interne.

Bien que DHARMAMBA (1970) rapporte que l'effet de la prolactine sur l'osmolarité du plasma n'est pas dépendant de la dose utilisée et répond à la loi du "tout ou rien" chez *Tilapia mossambica*, il est remarquable de noter que la prolactine restaure l'osmolarité plasmatique de *Fundulus heteroclitus* en proportion de sa quantité injectée (PICKFORD, PANG et SAWYER, 1966), mais des doses trop faibles ne peuvent empêcher la chute de la pression osmotique du plasma au-dessous d'un seuil déterminé par les premiers troubles qui précèdent la mort. De façon plus précise, la prolactine s'oppose à la diminution rapide de la natrémie de *Poecilia* (BALL et ENSOR, 1965). Cet effet rétenseur de sodium a permis d'élaborer une méthode de dosage de la prolactine dont la quantité peut être déterminée par la valeur de la natrémie de *Poecilia latipinna* et mise en rapport chez plusieurs espèces avec la provenance, eau de mer et eau douce de l'animal testé (ENSOR et BALL, 1968 a), et finalement avec l'état d'activité des cellules érythrocytaires de la *pars distalis* rostrale.

a3. Le test du "water drive" des Amphibiens Urodèles met en évidence la teneur de l'hypophyse des Téléostéens d'un facteur analogue à la prolactine.

L'Amphibien Urodèle, *Diemictylus (Triturus) viridescens*, mène une vie terrestre pendant les quelques années qui suivent la métamorphose. Il ne se reproduit qu'après retour au milieu aquatique natal, en même temps qu'il subit un certain nombre de bouleversements organiques et physiologiques regroupés sous l'appellation de "seconde métamorphose" (WALD, 1960). Ces modifications, à l'exception de celles concernant la maturation de l'appareil génital, représentent un véritable retour en arrière tant elles aboutissent à un véritable état larvaire (GRANT, 1961).

CHADWICK (1940 ; 1941) met expérimentalement en évidence le rôle de l'hypophyse dans le conditionnement du retour à l'eau ("water drive") de cette espèce et plus spécialement celui de la prolactine mammalienne. Cet auteur retrouve le principe actif du "water drive" de *Diemictylus*, ou "prolactine-like hormone", dans l'hypophyse de quelques Vertébrés non-mammaliens.

GRANT et GRANT (1958), utilisant cet animal hypophysectomisé pour éviter toute décharge réflexe d'hormone(s) hypophysaire(s), montrent que la prolactine mammalienne n'assure pas à elle seule l'apparition de tous les caractères de la mue, mais qu'elle est responsable de la modification de structure de la peau, de verruqueuse à lisse, et surtout du comportement du "water drive". Une fois déterminée la dose minimale efficace de prolactine, le test du "water drive" apparaît fiable pour rechercher la distribution du principe actif parmi les Vertébrés Inférieurs et en particulier les Poissons. GRANT et PICKFORD (1959) obtinrent, de cette façon, des résultats positifs avec des extraits hypophysaires de *Cyprinus carpio*, de *Fundulus heteroclitus* sacrifié dans les périodes antérieures et postérieures au frai et, dans une moindre mesure, de *Pollachius virens*. Les résultats négatifs obtenus à partir de *Fundulus* capturé au début du frai sont à rapprocher des observations histologiques de SOKOL (1961) qui décrit l'aspect de cellules acidophiles pro-adénohypophysaires particulièrement inactives pendant cette période. BLANC-LIVNI et ABRAHAM (1970) montrent que le test du "water drive", appliqué à de jeunes tritons de deux espèces différentes, est positif à partir d'extraits hypophysaires de Muges élevés en eau douce, et négatif à partir de Muges recueillis dans des lagons hypersalins, en corrélation avec le volume de la *Pars distalis* rostrale et de l'état d'activité de ses principales cellules.

a 4. Modification des cellules érythrosinophiles pro-adénohypophysaires sous l'influence de la salinité ambiante.

De nombreux auteurs ont remarqué l'état de nette stimulation des cellules érythrosinophiles pro-adénohypophysaires chez certains Téléostéens euryhalins en eau douce et leur relative inactivité en eau de mer (Saumon, OLIVEREAU, 1954 ; *Fundulus*, BURDEN, 1956 ; BALL et PICKFORD, 1964 ; *Poecilia*, OLIVEREAU et BALL, 1964 ; *Anguilla*, VOLLRATH, 1966 b ; OLIVEREAU et OLIVEREAU, 1968). L'activité de ces cellules varie avec la concentration saline du milieu ambiant ; elle est élevée chez l'animal adapté en eau de faible concentration saline et faible pour les hautes teneurs des eaux marines ou lagunaires (*Mugil capito*, ABRAHAM, YASHOUV et BLANC, 1967 ; *Mugil auratus*, OLIVEREAU, 1968 a ; *Tilapia mossambica*, DHARMAMBA et NISHIOKA, 1968).

L'hyperplasie et la prolifération des cellules peuvent être

spectaculaires et modifier considérablement les rapports volumiques des différents lobes de l'hypophyse chez *Fundulus heteroclitus* (EMMART, PICKFORD et WILHELM, 1966) ou *Gasterosteus aculeatus* (LEATHERLAND, 1970 a).

Le volume de la pars distalis de *Mugil capito* varie, par rapport au volume total de l'hypophyse, de 8 % en eau de mer à 42 % pour des individus capturés en eau douce (BLANC-LIVNI et ABRAHAM, 1970). Bien qu'aucune figure de mitose ne soit vue, les auteurs qui comparent l'hypertrophie des cellules avec le grossissement du lobe concluent à la prolifération cellulaire, en eau douce, des cellules de type érythrosinophile de la pro-adénohypophyse.

Les détails cytologiques concernant la réaction plus ou moins intense des cellules dites à prolactine sous divers stimuli osmotiques, chez les différents Téléostéens étudiés à cet égard, sont récapitulés par OLIVEREAU et BALL (1970).

Le séjour en eau désionisée de *Anoptichthys jordani* (MATTHEIJ et SPRANGERS, 1969) et de *Cichlasoma biocellatum* (MATTHEIJ, STROBAND et KINGMA, 1971) provoque chez les deux espèces une stimulation très vive des cellules à prolactine conformément aux autres espèces qui subissent une diminution de la salinité extérieure. Cependant, chez l'Anguille, après un long séjour en eau distillée, ces cellules ont régressé et sont chromophobes comme en eau de mer (OLIVEREAU, 1967 b ; 1968 b). Or chez cette espèce, la prolactine agit non seulement en élevant le taux plasmatique de Na et Ca mais aussi de K (OLIVEREAU et CHARTIER-BARADUC, 1966). Le potassium plasmatique est fortement augmenté en eau déminéralisée et la fuite du sodium réduit considérablement le rapport Na/K qu'un apport de prolactine endogène, agissant sur les deux électrolytes, ne saurait restaurer (OLIVEREAU, 1968 b).

Si les effets minéraux du plasma doivent être pris en compte pour expliquer certaines réponses inattendues des cellules érythrosinophiles de la pro-adénohypophyse chez l'Anguille, l'effet inhibiteur saisonnier de l'hypothalamus ne doit pas être négligé chez l'Epinouche.

En effet, chez *Gasterosteus aculeatus*, Téléostéen euryhalin anadrome, LAM et LEATHERLAND (1969 a) ont démontré la nécessité d'un traitement prolactinique des individus d'hiver, capturés dans les eaux marines côtières pour maintenir leur survie en eau douce. D'autres observations permettent d'ailleurs de conclure que les épinoches d'hiver ne peuvent élaborer ou libérer de prolactine sous l'influence du stimulus hypo-osmotique : ces animaux sont considérés comme "physiologiquement" hypophysectomisés (LAM et LEATHERLAND,

1969 b). C'est donc le cycle sécréteur saisonnier des cellules à prolactine qui autorise la migration naturelle en eau douce et, effectivement, les cellules acidophiles de la *pars distalis* rostrale observées en microscopies optique et électronique présentent des signes de stockage de granules en hiver et différentes figures d'extrusion granulaire au moment de la migration anadrome de printemps (LEATHERLAND, 1970 a). Le contrôle inhibiteur de l'hypothalamus est démontré par l'hypertrophie et l'hyperplasie de ces cellules appartenant à un transplant hypophysaire sur un animal intact (LEATHERLAND, 1970 c).

Cependant, chez l'Épinoche migrant en eau douce, l'inhibition hypothalamique d'hiver étant levée, l'action des stimuli osmotiques peut être mise en évidence. En effet, chez les individus de cette époque replacés en eau de mer, les cellules sont alors réduites (LEATHERLAND, 1970 a). Ce stimulus osmotique pourrait passer par la voie hypothalamique car les cellules acidophiles rostrales du greffon sont stimulées même chez le poisson d'hiver en eau de mer. A notre avis, l'action stimulante du milieu déminéralisé pourrait être recherchée, s'il en était besoin, à ce moment du cycle où l'inhibition hypothalamique est naturellement supprimée.

Finalement, tout se passe comme si les cellules érythro-sinophiles de la pro-adénohypophyse concourent à élaborer une hormone d'adaptation, qui contribue au moins partiellement à préserver l'équilibre osmotique du milieu intérieur des Téléostéens, en mimant l'action de la prolactine.

a5. Effet de la prolactine sur les mécanismes d'échanges électrolytiques.

La prolactine est nécessaire à l'adaptation en eau douce des Téléostéens. Son action principale porte sur les échanges branchiaux où elle limite les fuites de sodium par réduction du flux sortant chez *Fundulus heteroclitus* (POTTS et EVANS, 1966 ; MAETZ, SAWYER, PICKFORD et MAYER, 1967) ou chez *Poecilia latipinna* (ENSOR et BALL, 1968 b). En effet, l'utilisation du sodium radioactif ^{22}Na ou ^{24}Na permet de déterminer les composantes du bilan sodique total mesuré par la variation de la concentration du sodium total dans le milieu extérieur. Le flux sodique entrant peut être mesuré par la diminution de la radioactivité du milieu extérieur de volume connu, additionné d'une quantité déterminée de sodium marqué. Le flux sortant peut être calculé par la différence et apparaît effectivement doublé chez le *Fundulus* hypophysectomisé dès le deuxième jour suivant l'ablation. Un traitement reconstitutif par la prolactine le réduit à son niveau normal, mais ne peut rétablir le flux entrant diminué de moitié. La balance minérale n'est donc pas entièrement rétablie par la prolactine et nous exposerons plus loin le rôle de l'interrénal à cet égard.

Chez l'Anguille hypophysectomisée, la déminéralisation est beaucoup plus lente et la prolactine provoque également la diminution du flux sodique sortant mais semble augmenter quelque peu le flux entrant (MAETZ, MAYER et CHARTIER-BARADUC, 1967). Cette dernière action est bien nette chez *Fundulus kansae* (BALL et ENSOR, 1969) et *Tilapia mossambica* (DHARMAMBA, 1970).

Bien que la régulation électrolytique apparaisse mineure au niveau rénal, la prolactine agit cependant sur le rein où elle affecte les échanges d'eau et de sels. Ainsi la prolactine s'oppose à la réduction du débit de l'urine et à l'élévation de la concentration du sodium urinaire de divers Téléostéens hypophysectomisés : *Anguilla anguilla* (BUTLER, 1966), *Fundulus kansae* (STANLEY et FLEMMING, 1967 a), *Carassius auratus* (LAHLOU et GIORDAN, 1970).

Chez l'Anguille adaptée à l'eau de mer, la prolactine ne peut restaurer l'intensité des échanges réduits au 1/3 par l'hypophysectomie. L'importance du "turn-over" sodique est exprimée par la fraction horaire renouvelée du sodium par rapport à la masse échangeable, elle-même déterminée par dilution isotonique. Le flux sortant n'est pas modifié par le traitement, ni après hypophysectomie, dans lequel cas il est déjà réduit, ni chez les animaux intacts (MAYER, 1970).

Cependant chez *Fundulus heteroclitus* (MAYER, 1970) ou chez *Tilapia mossambica* (DHARMAMBA, 1969), la prolactine administrée à des animaux intacts exerce un effet freinateur sur l'excrétion sodique active en eau de mer et contrôlée par les hormones interrénaliennes (cf. paragraphe 3).

La prolactine chez les Téléostéens adaptés au milieu marin n'a donc pas d'effet osmorégulateur chez certaines espèces ; chez d'autres, elle n'exerce qu'une action modulatrice qui n'apparaît cependant pas prépondérante.

b. Cellules hématoxylines au plomb-positives de la pro-adénohypophyse

Ces cellules considérées comme corticotropes chez de nombreuses espèces de Téléostéens (OLIVEREAU, 1964 a ; 1970 a) agissent dans les mécanismes de réajustement de l'osmolarité, essentiellement par l'intermédiaire des élaborations endocrines de leur glande cible : l'interrénal. Ce rôle de l'interrénal est traité dans ce sous chapitre au paragraphe 3.

c. Cellules PAS-positives de la méta-adénohypophyse

Nous avons déjà évoqué au CHAPITRE TROISIEME les réponses de ces cellules de la méta-adénohypophyse aux diffé-

rentes salinités ambiantes au cours des changements naturels ou expérimentaux de milieux. Ces données sont d'ailleurs récapitulées pour la plupart d'entre-elles par OLIVEREAU et BALL (1970).

La stimulation de ces cellules, observée chez l'Anguille en eau distillée par OLIVEREAU (1966 b), est retrouvée chez la même espèce par BAKER (1972) qui confirme que ces éléments cellulaires ne sauraient être impliqués dans la production d'hormone mélanotrope.

En effet, chez les Mammifères, différents travaux montrent que ce sont les cellules à MSH qui peuvent être modifiées dans le lobe intermédiaire par les variations de la balance minérale (LEGAIT, 1963 ; ZIEGLER, 1963 ; HOWE et THODY, 1970, etc...). Chez les Téléostéens, certains états pigmentaires provoqués expérimentalement entraînent la réaction élective des cellules PAS-positives de la méta-adénohypophyse, cellules, qui, nous l'avons vu, parfois chez la même espèce, réagissent aux stimuli osmotiques (BACKER, 1963 ; KNOWLES et VOLLRATH, 1966 a).

La situation est encore moins claire dans d'autres cas. Chez l'Épinoche, les cellules PAS-positives du lobe intermédiaire augmentent de taille au cours de la phase dulçaquicole du cycle migratoire (LEATHERLAND, 1970 b). L'auteur tend à les considérer comme mélanotropes et attribue au second type chromophobe, uniquement stimulé pendant la période qui précède le frai, un rôle non déterminé dans les mécanismes régulateurs de la reproduction. Il n'y a cependant que peu de possibilités d'établir la correspondance des types cellulaires décrits chez l'Épinoche avec les cellules méta-adénohypophysaires HPb-positives et HPb-négatives discernées par STAHL (1958), car l'auteur n'a pas utilisé la coloration de MacConaill. Les caractères ultrastructuraux permettent peut-être de comparer un type cellulaire du lobe intermédiaire de l'Épinoche avec le type I de la même zone chez l'Anguille décrit par VOLLRATH (1966 a) qui le considère également comme élaborateur d'interméline. Ce dernier auteur discrimine, parmi deux autres types, des cellules qui sont modifiées par les changements osmotiques, mais dans le sens d'une réduction au cours de la migration anadrome des civelles (jeunes anguilles d'environ 7 cm).

Ces différences interspécifiques illustrent donc la nécessité d'étudier chez chaque espèce le lobe intermédiaire dans son ensemble, mais de dissocier les réponses de ses types cellulaires en rapport avec la pigmentation d'une part, et d'autre part, avec les différentes conditions osmotiques. L'homologie des catégories cellulaires présentes doit être également recherchée par comparaison des gammes de caractéristiques tinctoriales ou histochimiques, voire ultrastructurales.

Il existe donc d'importantes restrictions à généraliser le rôle des cellules PAS-positives de la méta-adénohypophyse dans les mécanismes de la régulation hydro-minérale des Téléostéens. De toute manière, bien qu'une telle action soit soupçonnée en raison de la réaction de ces cellules à la salinité du milieu dans un certain nombre de cas, le principe actif, son site d'action et ses effets physiologiques demeurent encore complètement énigmatiques.

2 — ROLE DE L'HYPOPHYSE POSTERIEURE

Chez les Vertébrés Supérieurs, la neurosécrétion Gomori-positive hypothalamo-hypophysaire est déplétée si l'animal est déshydraté et, réciproquement, s'accumule après nouvelle administration d'eau (ORTMANN, 1951). Son influence sur le métabolisme hydro-minéral s'exerce donc par un effet anti-diurétique.

Chez les Téléostéens, le séjour en milieu hypo-osmotique entraîne une pénétration passive de l'eau tendant à être compensée par un fort débit urinaire tandis qu'en milieu hyper-osmotique, d'autres mécanismes limitent réciproquement une déshydratation. Il est donc naturel que de nombreuses tentatives d'estimation de la charge granulaire du noyau préoptique et de la neurohypophyse aient été réalisées chez les poissons après changement de milieux.

Pour un certain nombre d'espèces, le système réagit de la même façon que chez les Vertébrés Supérieurs ; il s'ensuit que la neurosécrétion semble comporter des principes dont l'effet sur le métabolisme de l'eau mime celui des autres classes.

Ainsi, chez le Vairon et l'Anguille (ARVY, FONTAINE, GABE, 1954) comme chez les espèces marines *Callionymus lyra* et *Ammodytes lanceolatus*, la neurosécrétion du complexe hypothalamo-hypophysaire est fortement réduite par un séjour en milieu hypersalé (ARVY et GABE, 1954). Réciproquement, la rétention du matériel neurosécrété se produit chez *Astyanax mexicanus* après injection d'eau (RASQUIN et STOLL, 1957), ou séjour en milieu de tonicité réduite de moitié chez *Chromis chromis* (SREBRO, 1963). Après 48 heures en eau distillée, une telle accumulation se produit dans le noyau préoptique de la Loche, spécialement au niveau de la pars magnocellulaire (SZABO et MOLNAR, 1965 a). Chez cette espèce, la quantité de neurosécrétion résiduelle n'est cependant pas affectée par un court séjour dans une solution de NaCl à 2 ‰. La déshydratation provoquée par un séjour hors de l'eau de 2 heures, pendant lequel l'espèce est capable de résister à l'asphyxie, provoque une perte du matériel neurosécrété par la pars parvocellulaire du noyau préoptique.

D'autres résultats sont parfaitement contradictoires et tendent à prouver que la neurosécrétion exerce une action, non pas favorable à l'économie de l'eau, mais au contraire diurétique.

Ainsi TAMURA et HONMA (1969) relient-ils aux nécessités de l'osmorégulation, la stimulation du système neuro-sécréteur diencephalique Gomori-positif observée au cours de la migration anadrome de *Leucopsarion petersi*. De fait, la teneur en matériel de neurosécrétion est réduite par le séjour en milieu hypotonique chez l'Épinoche (FRIDBERG et OLSON, 1959) et le Muge (KORN, 1960). Le milieu doit être fortement hypotonique pour provoquer le même effet chez *Gobius* (KORN, 1960). Cette déplétion se produit également chez l'Anguille dans les premières heures suivant son transfert d'eau de mer en eau douce (SCHIEBLER et HARTMAN, 1963). Pour leur part, HANKE, BERGERHOFF et CHAN (1969) estiment qu'une stimulation de l'activité neurosécrétoire de l'Anguille se produit après 28 jours en eau distillée en raison de la diminution du matériel Gomori-positif de la neurohypophyse bien que les noyaux ne soient pas actifs. OLIVEREAU (1967 b) ne peut mettre en évidence de raréfaction de la neurosécrétion, chez la même espèce, que dans la neurohypophyse et après séjour d'un mois en eau déminéralisée. Les effets semblent cependant plus rapides et plus importants chez *Phoxinus phoxinus* ; un bain de 6 heures en eau distillée ou la simple injection d'1 ml d'eau réduit la teneur en neurosécrétion de la pars magnocellulaire, sans effet sur la pars parvocellulaire (SZABO, 1965). Inversement, l'Anguille en eau de mer présente une activité neuro-sécrétrice réduite : les noyaux cellulaires sont réduits et la neuro-sécrétion est diminuée spécialement dans la région parvocellulaire, probablement en raison d'une stase de la synthèse (HANKE, BERGERHOFF et CHAN, 1969).

Cependant SZABO (1965) montre que la pars magnocellulaire du noyau préoptique réagit à d'autres stimuli ; son activité est réduite par 10 jours de jeûne et stimulée par un faible apport de glucose chez le Vairon. En outre, le noyau subit des changements saisonniers corrélatifs du cycle génital (SZABO et MOLNAR, 1965 b). Ces différentes interférences ainsi que de fortes variations individuelles peuvent donc affecter le comportement de l'appareil neurosécréteur hypothalamo-hypophysaire sous l'influence de la salinité ambiante et entraîner les résultats contradictoires qui viennent d'être exposés.

Il semble établi que les hormones neurohypophysaires soient liées au matériel neurosécrété colorable bien qu'elles ne s'identifient pas à lui (PICARD, 1969). L'ambiguïté posée par les observations histologiques peut être levée par la recherche de l'effet physiologique des principes actifs sur les mécanismes osmorégulateurs. Les résultats montrent que l'arginine vasotocine stimule la diurèse chez le poisson d'eau douce *Carassius auratus* intact (MAETZ, BOURGET, LAHLOU et HOURDRY, 1964) ou hypophysectomisé (LAHLOU et GIORDAN, 1970). Cette hormone agit également contre la rétention hydrique en ralentissant les échanges d'eau au niveau branchial (LAHLOU et

GIORDAN, 1970). Cette action semble plus probablement due à un effet vaso-constricteur au niveau branchial, tel qu'il se produit chez l'Anguille (MAETZ et RANKIN, 1969), plutôt qu'à une réduction effective de la perméabilité de diffusion épithéliale. L'isotocine reproduit cet effet branchial chez l'Anguille mais reste sans action chez le Cyprin (LAHLOU et GIORDAN, 1970). L'arginine vasotocine elle-même n'est pas diurétique chez *Opsanus tau*, Téléostéen aglomérulaire (LAHLOU, HENDERSON, et SAWYER, 1969). Ainsi les hormones neurohypophysaires pourraient ne pas adopter obligatoirement les mêmes modalités d'action parmi les diverses espèces.

3 — ROLE DE L'INTERRENAL

L'interrénal est largement impliqué dans le maintien de l'équilibre hydro-minéral des Téléostéens à qui le milieu aquatique hypo- ou hyperosmotique impose des mécanismes d'adaptation variés et parfois originaux. Il existe à cet égard quelques preuves d'ordre histologique, mais les résultats physiologiques d'expériences utilisant spécialement les isotopes radioactifs sont particulièrement concluants.

a. Réactions de l'interrénal et des cellules corticotropes sous l'effet de la salinité ambiante

CHAVIN (1966) trouve que, parmi de nombreuses espèces étudiées, les Téléostéens marins présentent un interrénal dont les réactions histo-chimiques pour les lipides, les phospholipides, le cholestérol et la vitamine C sont plus fortes que celles de l'interrénal des Téléostéens dulçaquicoles. Cette différence est considérée par l'auteur comme le reflet d'une activité corticostéroïdogène plus intense.

De fait, l'activité de l'interrénal augmente, selon les critères cytophysiologiques, chez le Saumon au stade smolt au cours du passage d'eau douce en eau de mer (OLIVEREAU, 1962 b). Il en est de même pour l'Anguille dont l'adaptation à l'eau de mer provoque l'hypertrophie des cellules de l'interrénal sans retenir toutefois sur la taille nucléaire (HANKE, BERGERHOFF et CHAN, 1967).

Le taux des 17-hydroxystéroïdes plasmatiques est augmenté après un court séjour en milieux isotoniques à l'eau de mer chez la Carpe, ou en eau de mer chez le jeune smolt de Saumon (LELOUP-HATEY, 1964 b). L'auteur considère que cet effet n'a pas de signification physiologique et doit être attribué à un stress osmotique.

Pourtant il y a lieu de considérer que les capacités d'adaptation régies pour une part par l'interrénal ne sont naturellement pas les mêmes pour les animaux euryhalins que pour les sténohalins d'eau douce ou d'eau de mer. Ainsi, les cellules corti-

cotropes atteignent une stimulation maxima chez l'Épinoche recueillie au cours de sa phase de vie en eau douce (LEATHERLAND 1970 a). D'autre part, l'adaptation en milieu dépourvu d'électrolytes provoque chez l'Anguille une certaine hypertrophie cellulaire qui traduit une légère stimulation de l'interrénal. Parallèlement, les cellules corticotropes sont stimulées dans ce cas (OLIVEREAU, 1966 b), mais également chez les anguilles adaptées à l'eau de mer (HANKE, BERGERHOFF et CHAN, 1967).

Les cellules à A.C.T.H. sont également stimulées en eau distillée chez *Anoptichtys jordani* (MATTHEIJ et SPRANGERS, 1969) et *Cichlasoma biocellatum* (MATTHEIJ, STROBAND et KINGMA, 1971) ou chez la larve de *Lebistes reticulatus* prélevée sur la femelle gestante, juste avant la naissance et l'émission en eau douce (ICHIKAWA, KOBAYASHI, ZIMMERMANN et MULLER, 1973). Par contre, chez ces diverses espèces d'eau douce, un séjour en eau de mer diluée à 20-25 ‰ ou au 1/3 provoque également la stimulation des cellules adénohypophysaires corticotropes. Alors que ICHIKAWA et coll. (1973) considèrent que l'A.C.T.H., c'est-à-dire les corticostéroïdes interrénaliens sont nécessaires à l'homéostasie hydro-minérale dans les deux milieux, MATTHEIJ et coll. (1969, 1971) ne pensent pas que l'hyperactivité corticotrope doive avoir une telle signification physiologique en milieu très minéralisé, et la relie à un stress. De fait, chez un autre Téléostéen sténohalin d'eau douce, *Carassius auratus*, le séjour en eau de mer diluée ne provoque aucune réaction jusqu'à la concentration de 2/5 ; au delà (1/2), l'interrénal réagit fortement et dégénère en raison, selon l'auteur, d'une intense stimulation (OGURI, 1960 c). Cette réponse semble donc pouvoir s'attribuer à un stress, car elle ne se produit qu'à forte concentration alors qu'elle était inexistante en milieu déjà hypertonique.

b. Effets de l'interrénal sur les ions plasmatiques et la teneur en eau des Téléostéens

L'influence de l'interrénal au cours des mécanismes de l'osmorégulation a pu être grandement précisée par la mise au point d'une méthode satisfaisante d'ablation chirurgicale de ce tissu assez bien individualisé chez l'Anguille. Les effets sur les ions plasmatiques doivent être rapportés en premier lieu. CHESTER JONES et HENDERSON (1965) rapportent des modifications électrolytiques du plasma après amputation du tissu interrénalien associé aux parties céphaliques des deux veines cardinales postérieures. Pourtant, il apparaît que de larges portions de ces veines, ainsi que des deux veines cardinales antérieures, doivent être prélevées pour enlever complètement le tissu (CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN, 1967) et faire chuter le taux de cortisol plasmatique (BUTLER, CLARKE, DONALDSON et LANGFORD, 1969). Or, la plaie

par elle-même occasionne une déminéralisation (BUTLER et LANGFORD, 1967), et les importantes modifications électrolytiques du plasma dues à l'ablation doivent être comparées à celle des animaux ayant subi un simulacre d'opération.

Ainsi, l'interrénalectomie totale de l'Anguille jaune d'eau douce entraîne une diminution des concentrations de Na, de Ca et de l'osmolarité plasmatique tandis que le K musculaire diminue également (BUTLER, CLARKE, DONALDSON et LANGFORD, 1969). Dans de telles circonstances, CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN (1967) observent une augmentation de poids de l'animal correspondant à une élévation de la teneur en eau qui, dans les compartiments liquidiens, intervient en partie dans la chute des concentrations électrolytiques.

Par contre, les effets sont inverses si l'intervention est réalisée chez l'Anguille adaptée à l'eau de mer. Le Na et le Cl plasmatiques s'élèvent dans le plasma et l'animal, dont le poids est réduit (CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN, 1967), ne survit que médiocrement si l'on ne dilue pas le milieu ambiant (MAYER, MAETZ, CHAN, FORSTER et CHESTER JONES, 1967).

Les cortico-inhibiteurs produisent également une diminution significative du taux de sodium plasmatique chez l'Anguille d'eau douce. C'est le cas de l'aldactone (OLIVEREAU et CHARTIER-BARADUC, 1965) ainsi que de la métopirone à la condition que, pour cette dernière, l'activité corticotrope soit supprimée par un traitement simultané de β -méthasone (CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN, 1967). Cette restriction retient bien évidemment notre attention et sera rapportée dans la discussion générale de nos propres résultats.

Le cortisol améliore la survie des Anguilles d'eau de mer interrénalectomisées, en ramenant les concentrations électrolytiques plasmatiques à leur valeur normale (MAYER, MAETZ, CHAN, FORSTER et CHESTER JONES, 1967).

Le même effet déminéralisant est obtenu chez l'Anguille d'eau douce par de fortes doses de cortisol, l'injection d'A.C.T.H. étant inefficace. L'aldostérone est elle-même sans effet dans ce cas (CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN, 1967).

c. Effets de l'interrénal sur le bilan sodique branchial

Les Téléostéens adaptés à l'eau douce sont exposés à un flux d'eau entrant essentiellement par voie branchiale selon le gradient osmotique et compensé par l'excrétion d'une urine abondante. Bien que les éliminations rénales soient diluées, il s'ensuit une déperdition minérale représentant un important pourcentage des pertes globales qui sont dédommagées par un

pompage actif d'ions au niveau des branchies. Ce mécanisme a été mis en évidence chez *Carassius auratus* (MAETZ, BOURGET et LAHLOU, 1964), *Fundulus kansae* (STANLEY et FLEMING, 1967 b), *Anguilla anguilla* (CHESTER JONES et BELLAMY, 1964). L'efficacité du pompage est réduite par un séjour dans un milieu isotonique ou hypersalin selon la tolérance des espèces (MAETZ, 1964 ; CHESTER JONES et BELLAMY, 1964). Inversement, elle est augmentée par un séjour en milieu déminéralisé, aboutissant à une déplétion saline (MAETZ, 1964 ; HENDERSON et CHESTER JONES, 1967).

Ces réajustements du pompage de sodium semblent nécessiter la présence ou le fonctionnement de l'interrénal, car l'ablation de la glande ou l'inhibition pharmacologique de son fonctionnement suppriment le gain sodique normalement important chez l'Anguille qui a subi une déperdition saline (HENDERSON et CHESTER JONES, 1967).

Cet effet est corrigé par le cortisol à faible dose (CHESTER JONES, HENDERSON, CHAN et RANKIN, 1967) et l'aldostérone restaure également le gain net de sodium chez l'Anguille d'eau douce après interrénalectomie (HENDERSON et CHESTER JONES, 1967). L'aldostérone conserve ses propriétés chez l'Anguille intacte, cependant que de fortes doses de cortisol, injectées ou libérées par un stress de l'animal, produisent l'effet inverse et provoquent un bilan sodique branchial négatif (HENDERSON et CHESTER JONES, 1967).

Les téléostéens adaptés à l'eau de mer sont soumis à l'inverse des Téléostéens d'eau douce à une déperdition hydrique branchiale importante qui est compensée par l'ingestion et l'absorption intestinale d'eau contre le gradient osmotique (MAETZ et SKADHAUGE, 1968). Les sels sont néanmoins absorbés par cette voie mais la plus grande part pénètre par l'épithélium branchial. Pour maintenir sa balance minérale, le poisson doit éliminer activement les ions, principalement au niveau des branchies, les pertes sodiques urinaires étant négligeables (BUTLER, 1966).

Or, les échanges branchiaux sodiques sont d'autant plus importants que la salinité ambiante est élevée (MOTAIS, GARCIA ROMEU et MAETZ, 1966), et sont fortement réduits par l'hypophysectomie chez *Anguilla anguilla*, *Fundulus heteroclitus* (MAETZ, MAYER et CHARTIER-BARADUC, 1967 ; MAETZ, SAWYER, PICKFORD et MAYER, 1967) et *Fundulus kansae* (STANLEY et FLEMING, 1966) en eau de mer. L'hormone corticotrope rétablit le turn-over sodique normal chez l'Anguille d'eau de mer hypophysoprive et dans une certaine mesure chez *Fundulus heteroclitus*, la prolactine étant sans effet (MAETZ, MAYER, FORSTER et CHAN, 1967). Chez l'Anguille intacte, l'A.C.T.H. stimule également les échanges branchiaux de sodium, et cet effet est obtenu aussi après un stress ou une injection de cortisol, ce qui suggère que l'A.C.T.H.

agit elle-même, chez les poissons opérés ou non, par l'intermédiaire des élaborations interrénaliennes (MAYER et MAETZ, 1967). Effectivement, l'interrénalectomie de l'Anguille entraîne dans ces conditions une réduction très accentuée du turn-over sodique branchial qui est ramené à un taux normal par des doses physiologiques de cortisol (MAYER, MAETZ, CHAN, FORSTER et CHESTER JONES, 1967). L'aldostérone à faible dose est capable de produire le même effet (MAETZ, 1969).

d. Effets de l'interrénal sur la dynamique des échanges branchiaux d'électrolytes

Les techniques isotopiques ont permis de mesurer les flux ioniques branchiaux entrant et sortant, parties constitutives d'un bilan qui était seul estimable jusqu'à leur utilisation. Ainsi MAETZ (1969) montre-t-il que l'interrénalectomie de l'Anguille d'eau douce entraîne une diminution du gain branchial de sodium par réduction du flux sodique entrant, alors que l'hypophysectomie aboutit au même effet par augmentation du flux sortant. La prolactine n'affecte pas le flux entrant, mais elle seule corrige le flux sodique sortant, à la condition toutefois que le traitement soit appliqué immédiatement après l'ablation de l'hypophyse (MAETZ, MAYER et CHARTIER-BARADUC, 1967).

L'aldostérone (HENDERSON et CHESTER JONES, 1967) ou le cortisol (CHESTER JONES, HENDERSON, CHAN et RANKIN, 1967) rétablissent le flux net d'absorption réduit par l'interrénalectomie mais les techniques isotopiques n'ont pas été utilisées, au cours de ces thérapeutiques restitutives, pour déterminer leurs effets sur les flux opposés.

Chez l'Anguille en eau de mer, nous avons vu qu'après interrénalectomie le taux de renouvellement sodique est considérablement diminué. Or, une des conséquences de l'ablation est la forte élévation de la concentration du sodium plasmatique. On peut donc déduire que c'est l'intensité du flux d'excrétion qui est particulièrement réduite dans ces conditions.

Le cortisol rétablit une perte globale de sodium qui ramène le milieu intérieur à une concentration normale, effectivement par l'accroissement du flux sortant, dont la mesure directe montre qu'il est triplé (MAYER, 1970).

e. Effets de l'interrénal sur le fonctionnement du rein

La rétention d'eau après interrénalectomie de l'Anguille d'eau douce correspond à une forte réduction du volume urinaire qui s'établit progressivement après l'opération (CHESTER JONES, HENDERSON, CHAN et RANKIN, 1967 ; RANKIN, CHAN et CHESTER JONES, 1967). La concentration du sodium urinaire augmentée par l'ablation est ramenée à son taux normal, ainsi que le volume d'urine, par le cortisol (RANKIN,

citée par MAETZ, 1969). STANLEY et FLEMING (1967 b) observent les mêmes altérations après hypophysectomie de *Fundulus kansae* et montrent que la prolactine restaure le flux urinaire mais n'affecte pas les pertes sodiques chez ce Téléostéen hypophysoprive. Inversement, chez *Carassius auratus*, le cortisol n'a pas d'effet sur le débit urinaire réduit par l'hypophysectomie, mais baisse la concentration sodique urinaire que l'ablation avait fortement augmentée (LAHLOU et GIORDAN, 1970).

De manière inverse, il est vraisemblable que la perte de poids de l'Anguille adaptée à l'eau de mer, privée d'interrénal, corresponde à une augmentation du taux de filtration glomérulaire (cf. MAETZ, 1969). Le rein est cependant considéré comme un effecteur d'importance secondaire de l'osmorégulation chez les Téléostéens en eau de mer.

f. Effets de l'interrénal sur l'effecteur intestinal

Le schéma de KROGH (1939) concernant les échanges d'eau chez les poissons d'eau douce doit, semble-t-il, être quelque peu modifié car l'intestin apparaît être une voie de pénétration hydrique et minérale de quelque importance (MAETZ et SKADHAUGE, 1968).

Chez les Téléostéens marins, l'absorption intestinale d'eau revêt la plus grande nécessité (SMITH, 1930). Or cette absorption active apparaît sous le contrôle de l'interrénal chez *Anguilla japonica* : réduite par l'hypophysectomie, elle est rétablie par l'injection d'A.C.T.H. ou de cortisol (HIRANO, 1967).

g. Conclusion

Il apparaît que l'interrénal est bien impliqué dans la régulation endocrine hydrique et minérale des Téléostéens et que ses élaborations, dont le cortisol en premier lieu, règlent le ballet des échanges au niveau de trois effecteurs principalement : les branchies, le rein et l'intestin.

Les branchies sont le siège de réajustements minéraux actifs mais de sens opposés selon le milieu ambiant. Le fonctionnement de ces pompes est altéré en l'absence de l'interrénal et, parmi les élaborations stéroïdiennes, le cortisol apparaît comme un facteur d'extrusion saline branchiale en eau de mer et d'absorption saline en eau douce.

Cet effet excréteur de sel, lié aux conditions écologiques, existe également chez les Oiseaux marins, mais la double action provoquée par la même hormone est ici tout à fait originale parmi les processus endocriniens. Les expériences de changement de milieu montrent que les poissons euryhalins sont pourvus des deux systèmes de pompe qui sont stimulés par l'interrénal particulièrement actif en eau déminéralisée comme en eau de mer. On

peut, dès lors, exprimer l'idée que l'euryhalinité est autorisée par un fonctionnement endocrinien particulier.

Le fonctionnement rénal apparaît également sous contrôle interrénal. Les élaborations stéroïdiennes de l'interrénal augmentent l'élimination d'eau par voie urinaire, ainsi que la rétention sodique des Téléostéens d'eau douce. Cet effet pourrait être inversé en eau de mer pour ce qui concerne l'indispensable rétention d'eau.

L'intestin lui-même, siège effecteur des mécanismes de l'homéostasie hydrominérale, est un organe cible des stéroïdes interrénaliens au moins en eau de mer.

Remarques :

Plusieurs hypothèses ont été envisagées pour tenter de définir le mécanisme d'action des hormones de l'interrénal et en particulier du cortisol sur ces divers effecteurs. Les arguments rapportés comportent, s'il en est besoin, les preuves du rôle de l'interrénal dans le fonctionnement de ces organes.

Une latence caractéristique existe entre le début d'un traitement par l'aldostérone et le transport de sodium au niveau du tubule rénal de rat qui peut lui-même être inhibé par divers antibiotiques (CRABBE, 1967). Or, le réajustement des flux branchiaux de divers Téléostéens après transfert d'eau douce en eau de mer est également fort lent (MOTAIS, 1967 ; STANLEY et FLEMING, 1966 ; POTTS et EVANS, 1967). Ceci suggère que, comme pour le premier cas, l'effet minéralocorticoïde s'établit en même temps que la synthèse protéique d'une enzyme qui serait le transporteur moléculaire. Cette enzyme pourrait être une ATP-ase-sodium et potassium dépendante. En effet, elle se trouve au niveau des trois effecteurs de l'osmorégulation et son activité augmente si les poissons sont traités par le cortisol (PICKFORD, PANG, WEINSTEIN, TORRETI, HENDLER et EPSTEIN, 1970). Cette activité augmente grandement au niveau des branchies, après adaptation de l'Anguille en eau de mer (EPSTEIN, KATZ et PICKFORD, 1967), et semble être principalement localisée au niveau des cellules à chlorure (UTIDA, KAMIYA et SHIRAI, 1971).

Une activité enzymatique de ce type semble aussi liée au fonctionnement de la pompe absorbante de sodium en milieu hypo-osmotique. Ainsi, dans ce cas, en même temps que l'absorption active est stimulée, l'activité $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP-ase}$ est augmentée chez l'Anguille d'eau douce par rapport à l'animal conservé en eau de mer à 25 °C, et davantage encore chez l'Anguille maintenue en eau distillée (BUTLER et CARMICHAEL, 1972).

Enfin, MAETZ (1969) émet l'hypothèse que le cortisol pourrait contrôler le transport sodique par destruction d'une

hypothétique inhibiteur non compétitif.

4 — RÔLE DES CORPUSCULES DE STANNIUS

Le rôle joué par les corpuscules de Stannius dans les mécanismes de l'osmorégulation a été primitivement mis en évidence à la suite d'études de type histophysiologiques. En effet, RASQUIN (1956) rapporte des détails cytologiques de mise au repos des corpuscules de *Astyanax mexicanus* après surcharge saline du milieu ambiant. Inversement, l'activité sécrétoire des cellules est augmentée par injection intrapéritonéale d'eau. RASQUIN exprime l'idée que les corpuscules de Stannius constituent un système endocrine antagoniste aux hormones neuro-hypophysaires, qui agit au niveau du tube rénal (où l'auteur décrit, en corrélation, une régression cytologique) pour éliminer l'eau excédentaire.

Pourtant, chez *Carassius auratus*, c'est une forte hypertrophie de ces organes accompagnée d'une accumulation des granules intracellulaires, que constate OGAWA (1963), après maintien pendant plusieurs semaines de poisson en eau de mer diluée au tiers. Inversement, chez l'Anguille maintenue en eau distillée, les corpuscules présentent une nette atrophie (OLIVEREAU, 1964 d).

Cette atrophie des corpuscules de Stannius, après séjour de l'Anguille en eau déminéralisée, est retrouvée également par HANKE et CHESTER JONES (1966), HANKE, BERGERHOFF et CHAN (1969). Pourtant leurs résultats montrent que les réactions des corpuscules à des conditions antagonistes de salinité du milieu ne sont pas obligatoirement diamétralement opposées. En effet, s'ils deviennent bien actifs au cours de l'adaptation à l'eau de mer chez l'Anguille jaune, ils sont au contraire mis au repos chez l'Anguille argentée au cours du même traitement. En outre, le retour à l'eau douce de l'Anguille jaune, provoque une surprenante hyperstimulation de ces formations dont les cellules atteignent alors la plus grande taille.

Il est donc difficile d'exprimer, bien que RASQUIN (1956) ait tenté de le faire, une conception physiologique des corpuscules de Stannius au vu de ces observations. Plus significatives sont les études physiologiques qui montrent que ces formations participent effectivement à l'homéostasie osmotique. C'est ainsi que leur ablation provoque d'importantes modifications de la constitution minérale plasmatique qui se traduisent essentiellement par une chute de la natrémie, une élévation de la kaliémie et surtout de la calcémie. Cette spectaculaire hypercalcémie a été observée après ablation chirurgicale des corpuscules de *Anguilla anguilla* (LELOUP-HATEY, 1964 a ; FONTAINE, 1964, 1967 ; CHESTER JONES, HENDERSON et BUTLER, 1965 ; CHESTER JONES, HENDERSON, CHAN et

RANKIN, 1965 ; CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN, 1967), de *Anguilla anguilla* et *Anguilla japonica* (CHAN, RANKIN et CHESTER JONES, 1969), de *Anguilla rostrata* (BUTLER, 1969, 1972), de *Carassius auratus* (OGAWA, 1968) et de *Fundulus heteroclitus* (PANG, 1971). Cet effet apparaît comme un corollaire des modifications des éliminations minérales urinaires pour CHAN, RANKIN et CHESTER JONES (1969), en particulier de la diminution de l'élimination urinaire du calcium qui peut être rétablie à sa valeur normale après réimplantation des corpuscules. De même, les extraits corpusculaires corrigent les perturbations électrolytiques du plasma provoquées par la "stanniectomie" (FONTAINE, 1964) et présentent encore des effets hypocalcémisants chez le *Fundulus* intact, à la condition qu'il soit adapté à l'eau de mer (PANG, 1971).

On a pensé très tôt à substituer l'aldostérone aux extraits corpusculaires car, en dépit des arguments que nous avons déjà rapportés, l'homologie "corpuscules de Stannius — zone glomérulaire" pouvait être affirmée ou infirmée par ce biais. Or il est remarquable que si la chute de la natrémie après ablation des corpuscules peut être corrigée par l'aldostérone, ce minéralocorticoïde ne peut, en définitive, affecter l'hypercalcémie chez l'Anguille (FONTAINE, DUBOIS, PONGET et ROUSSELOT, 1965). D'autre part, l'opération entraîne la chute de la teneur plasmatique en 17-OH-stéroïdes (LELOUP-HATEY, 1970 b ; FENWICK et FORSTER, 1972), en dépit de l'hypersécrétion de corticotropine et de l'hypertrophie de l'interrénal (LELOUP-HATEY, 1970 b). A cet égard, LELOUP-HATEY (1970 a) démontre que le calcium, à une concentration analogue à celle du plasma après stanniectomie, empêche la transformation *in vitro* des précurseurs stéroïdiens endogènes de l'interrénal. L'auteur émet finalement l'hypothèse que c'est l'élévation du calcium plasmatique, provoquée par l'intervention, qui est responsable de l'inhibition des corticostéroïdes et celle-ci, de la perturbation de l'homéostasie sodique et potassique. Il est notable d'ailleurs que l'aldostérone soit le seul corticostéroïde capable de faire baisser le potassium plasmatique dans ce cas (LELOUP-HATEY, 1964 a). Les résultats récents de CHAVIN et SINGLEY (1972) réaffirment que l'aldostérone peut être élaborée par l'interrénal.

Ces résultats sont en accord également avec ceux de HANKE et CHESTER JONES (1966) qui concernent, inversement, les réactions cytologiques des corpuscules de Stannius après interrénalectomie. L'hyponatrémie entraînée par cette ablation chez l'Anguille adaptée en eau douce provoque la régression de leur taille nucléaire. L'opération réalisée chez l'Anguille d'eau de mer provoque par contre une hypercalcémie qui stimule les corpuscules de Stannius.

Il apparaît donc bien que ces formations sont liées en

premier chef à la régulation calcique en exerçant une action hypo-calcémiante.

Les mécanismes physiologiques provoqués par les sécrétions corpusculaires, qui aboutissent à une contribution certaine dans le maintien de l'homéostasie ionique, restent loin d'être entièrement connus. Pourtant la découverte des effets vasopresseurs des corpuscules de Stannius par CHESTER JONES et de nombreux collaborateurs (1966) a pu permettre quelques hypothèses qui elles-mêmes sont très controversées.

Ainsi, CHAN, RANKIN et CHESTER JONES (1969) admettent que les élaborations des corpuscules provoquent une augmentation de l'irrigation vasculaire des tubules rénaux au détriment de la circulation glomérulaire et déclenchent la sécrétion tubulaire du calcium principalement.

La chute de l'élimination rénale du calcium chez *Anguilla anguilla*, observée après stanniectomie par les précédents auteurs, n'est cependant pas retrouvée chez *Anguilla rostrata* par BUTLER (1969) en dépit de l'hypercalcémie consécutive à l'ablation. L'hypercalcémie ne semble donc pas due à une rétention rénale de calcium dans ce cas. L'opinion émise par l'auteur suggérant que le calcium puisse provenir du catabolisme osseux ne semble pas devoir être retenue (LOPEZ, 1970).

FONTAINE (1967) évoque, par contre, une action extra-rénale des corpuscules de Stannius car l'hypercalcémie consécutive à leur ablation ne peut se produire si les anguilles sont maintenues en milieu déminéralisé. De fait, FONTAINE, DELERUE, MARTELLY, MARCHELIDON et MILET (1972) montrent que l'absence des corpuscules entraîne un bilan calcique positif par une augmentation importante du flux d'entrée calcique au niveau des branchies, selon toute vraisemblance. L'hémodynamique branchiale peut être théoriquement modifiée par l'effet des corpuscules de Stannius; il reste toutefois difficile, à notre avis, de concevoir, par ce seul effet, le freinage sélectif de l'absorption de calcium.

Si l'on se réfère à l'acceptation de TIGERSTEDT et BERGMAN (1898), les corpuscules de Stannius élaborent une substance de type rénine. Les propriétés vasopressives ne peuvent être mises en évidence qu'après incubation avec du plasma homologue pris comme source d'angiotensinogène (SOKABE, NISHIMURA, OGAWA et OGURI, 1970). Il semble donc que les corpuscules de Stannius constituent un système rénine-angiotensine, d'autant plus que les effets minéraux plasmatiques et urinaires, dus à leur ablation, sont corrigés chez *Carassius auratus* par l'angiotensine II (OGAWA, 1968), et que cette hormone affecte aussi, chez le rat, le métabolisme calcique.

Il est donc naturel que les histologistes aient été tentés de

rechercher des analogies entre les corpuscules de Stannius et les cellules granuleuses de l'appareil juxta-glomérulaire des Mammifères, considérées comme élaboratrices de rénine. Ainsi par étude ultrastructurale, OGAWA (1967) souligne la similitude de morphologie des granules des deux formations et l'analogie de leur élaboration par un ergastoplasme très granuleux dans les deux cas. De plus, l'auteur tend à démontrer que les deux systèmes réagissent de façon identique après hypophysectomie. Bien qu'ils aient pu colorer ces granules corpusculaires, chez quelques espèces, par la méthode élaborée par Bowie pour la mise en évidence des cellules granuleuses de l'A.J.G., SOKABE, NISHIMURA, OGAWA et OGURI (1970) considèrent qu'ils ne sont pas de même nature que ceux révélés à l'origine par la technique.

L'éventualité de cette homologie semble d'autre part fortement invalidée par les origines embryologiques non concordantes des deux systèmes endocriniens comparés : les corpuscules proviennent des conduits pronéphritiques alors que les cellules granuleuses juxtaglomérulaires dérivent de cellules musculaires lisses. En outre, il existe des cellules granuleuses artériolaires dans le rein de bon nombre de Téléostéens (BOHLE et WALVIG, 1964; CAPREOL et SUTHERLAND, 1968; OGURI et SOKABE, 1968; OLIVEREAU et LEMOINE, 1969; OGURI, OGAWA et SOKABE, 1972), qui présente lui-même une activité vasopressive de type rénine (FRIEDMAN et KAPLAN, 1942; CHESTER JONES et coll. 1966). Dans ces conditions on peut se demander avec BUTLER (1969) quelle est la signification physiologique d'un apport forcément accessoire de matériel à activité rénine, fabriqué par des organes si petits comparativement à la masse du rein.

Quoi qu'il en soit, l'opinion que les corpuscules de Stannius puissent constituer un système analogue au système rénine-angiotensine est intéressante en raison de l'éventuelle implication directe de leur sécrétion dans la régulation de l'aldostérone : il existe chez les Mammifères un tel mécanisme. Il ne semble pas cependant que les corpuscules exercent une activité stimulante sur l'interrénal qui peut d'ailleurs élaborer l'aldostérone (CHAVIN et SINGLEY, 1972). Au contraire, leur ablation provoque l'hypertrophie de l'interrénal (LELOUP-HÂTEY, 1970 b), et la chute des corticostéroïdes plasmatiques après une semaine n'est alors due qu'à un facteur vraiment indirect. Les effets sur la cytologie de l'interrénal ou sur le taux plasmatique de corticostéroïdes après injection d'extraits corpusculaires ou d'angiotensine, telle que FONTAINE (1964) et OGAWA (1968) l'ont réalisée, ne sont malheureusement pas rapportés.

En conclusion, bien que les corpuscules de Stannius subissent des variations d'activité au cours de diverses modifications expérimentales de la salinité ambiante (RASQUIN,

1956 ; OGAWA, 1963) ou du cycle migratoire (LOPEZ, 1969), il ne nous a pas paru nécessaire pour la démonstration de ce travail de rapporter leur étude chez la Tanche, car ces formations ne sont pas placées sous contrôle hypophysaire (RASQUIN, 1951 ; PICKFORD, 1953 ; CHAVIN, 1956). Le rappel de certains aspects de leur physiologie a cependant permis d'apporter des arguments supplémentaires concernant le rôle osmorégulateur de l'interréal.

II – MODIFICATIONS DE L'INTERREAL ET DE L'HYPOPHYSE CHEZ LA TANCHE MAINTENUE EN EAU DISTILLEE

1 – MATERIEL ET METHODES

Des expériences préliminaires nous ont montré que les tanches maintenues dans de l'eau distillée, renouvelée quotidiennement, ne peuvent survivre au-delà de 4 jours. Les animaux, dans un tel milieu, fabriquent un abondant mucus qui est libéré dans l'eau et recueilli par l'aspiration du filtre intérieur. La peau semble en effet considérablement plus gluante au toucher mais les branchies élaborent le mucus de façon encore plus abondante. En effet, dans une chambre double telle que décrite par l'EXCELLENT (1967), où le poisson, enserré par une membrane de caoutchouc qui constitue la séparation, est placé dans l'eau distillée, c'est dans le compartiment antérieur que le mucus apparaît en quelques heures, sous forme de mousse provoquée par le bullage de l'oxygénation. Dans ce compartiment dit "branchial", nous avons pu observer qu'il apparaît fréquemment des hématies au bout de 10 à 12 heures alors que le compartiment postérieur ou "rénal" en est dépourvu. En aquarium, cette perte sanguine n'est pas décelée avant 4 jours et le poisson meurt extemporanément. Il semble bien que les tanches subissent de profondes détériorations de l'épithélium branchial qui, en même temps qu'une déminéralisation constante, seraient responsables de leur mort rapide.

Nous avons donc placé, dans les conditions habituelles d'élevage (CHAPITRE DEUXIEME), 5 tanches du lot d'août 1971 dans 20 l d'eau distillée, renouvelée en totalité chaque jour. Deux animaux sont sacrifiés après 72 heures, un troisième après 84 heures. Les deux autres après 3 jours et demi, étaient dans un état physiologique très misérable et n'ont pas été utilisés pour l'observation histologique. Par ailleurs, un animal sensiblement plus gros a été sacrifié après un séjour de 4 jours en eau distillée.

Nous avons appliqué les méthodes de routine pour

le prélèvement des organes, la confection des préparations et les mesures caryométriques. Pour l'étude de la neurosécrétion de la neurohypophyse et du noyau préoptique, la technique de Gomori à l'hématoxyline chromique-phloxine a été systématiquement réalisée sur les coupes concernant le noyau hypothalamique.

2 – RESULTATS

a. Effet du séjour en eau distillée sur l'interréal

L'interréal des animaux ayant séjourné de 3 à 4 jours en eau distillée apparaît nettement plus actif que chez les témoins élevés en eau courante, dans les mêmes conditions de densité de population. Les cellules, sensiblement plus grandes, sont mieux délimitées par des membranes plus nettes que chez les témoins. Les granulations fuchsinophiles sont également marquées de façon quelque peu meilleure. Mais c'est l'aspect des noyaux qui traduit le mieux la stimulation de l'interréal des animaux expérimentés. Ils sont volumineux, globuleux et présentent une chromatine répartie en petites masses très tranchées sur fond clair, ainsi qu'un ou deux nucléoles très apparents (fig. 1, pl. VI). Chez les témoins, les noyaux de l'interréal de forme assez irrégulière sont plus sombres. Leur chromatine, moins intensément signalée par l'hématoxyline, tache en revanche une plus grande partie de la section du nucléoplasme. Ces noyaux sont en outre moins fréquemment nucléolés et, lorsqu'ils existent, les nucléoles sont plus petits (fig. 2, pl. VI).

Les dessins à la chambre claire (x 3000) du contour de cent noyaux par animal témoin ou expérimenté, leur découpage et leur pesée fournissent une valeur relative, proportionnelle à la surface nucléaire moyenne de l'interréal. Ces valeurs sont récapitulées dans le tableau III et mises en rapport avec la durée du traitement et les données individuelles des animaux relatives au poids, au sexe et à la pigmentation finale. Ces valeurs sont comparées par le test de Student. Les mesures confirment nettement l'hypertrophie nucléaire et par conséquent, la stimulation de l'interréal des tanches maintenues en eau distillée. Cet accroissement est, en outre, statistiquement significatif : $P < 0,05$.

b. Effet du séjour en eau distillée sur l'adénohypophyse

b1. Cellules érythrosinophiles de la pro-adénohypophyse

Les cellules de ce type sont très acidophiles, même

TEMOINS

N°	POIDS En g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
58	90	M	V	8	2830
59	108	M	V F	8	3131
60	92	M	V F	8	3374
61	110	F	V	8	2680

EAU DISTILLEE

N°	POIDS En g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
38	120	F	T P	4	3912
50	95	M	T P	3	3601
51	98	M	T P	3	3435
52	55	M	T P	3,5	3396

. T P = très pâle ; V = vert ; V F = vert foncé.

. Les résultats des valeurs nucléaires de l'interrénal pour les animaux traités sont statistiquement significatifs :
T = 2,995, < P 0,05.

TABLEAU III

après le maintien des tanches dans le milieu fortement déminéralisé. Elles deviennent cependant volumineuses dans de telles conditions et perdent la forme globuleuse à polyédrique qui est celle des témoins, pour s'allonger considérablement. Avec l'hématoxyline au plomb de MacConaill, ces cellules prennent une coloration brunâtre qui souligne leur curieux aspect vacuolisé qui, lui, est cependant propre également aux cellules analogues des animaux témoins. Chez la Tanche sacrifiée après 4 jours de traitement, l'acidophilie de ces cellules est plus faible ; les granules sont alors mieux distinguables. En outre, certaines cellules parmi elles sont entièrement dégranulées. Dans tous les cas, le noyau est rond, assez clair car la chromatine prend une position périphérique, et possède fréquemment un petit nucléole marginé.

Chez les tanches normales, il existe déjà parmi ces cellules des différences de charge granulaire assez nettes.

Cependant, chez les témoins de cette époque (fin août), les cellules érythrosinophiles semblent présenter entre elles une affinité assez homogène pour les colorants acides. Les noyaux de ces cellules de la pro-adénohypophyse des témoins sont moins hypertrophiés, leur fine chromatine est rare et répartie assez uniformément.

Le diamètre nucléaire moyen a été calculé à partir des mesures des grands et petits diamètres de cent noyaux appartenant aux cellules acidophiles de la pro-adénohypophyse, chez chacune des tanches expérimentées ou servant de témoin. Chez les témoins, le diamètre est voisin de $3,65 \pm 0,04 \mu\text{m}$ et varie de $4,03 \pm 0,06 \mu\text{m}$ à $4,90 \pm 0,06 \mu\text{m}$ chez les traités à l'eau distillée. Ces mesures objectivent donc l'hypertrophie nucléaire et finalement l'hyperactivité de ces cellules sous l'effet de la déminéralisation du milieu ambiant.

b2. Cellules hématoxyline au plomb-positives de la pro-adénohypophyse

La disparition quasi complète de la positivité de la coloration par l'hématoxyline au plomb de l'adénohypophyse des tanches ayant séjourné de 3 à 4 jours dans l'eau distillée est des plus frappantes. Il ne subsiste plus dans certaines cellules qu'une quantité restreinte de matériel HPb-positif, localisé dans la région basale de la cellule, au contact des ramifications de la *pars nervosa*. Les limites cellulaires, non définies en raison de la perte de la charge granulaire, sont fort difficiles à déterminer. Il semble cependant que les cellules soient assez considérablement hypertrophiées, car certaines conservent des granules très disséminés dans un vaste cytoplasme. D'ailleurs, au tétrachrome de Herlant, ces éléments cellulaires hypertrophiés sont basophiles. Il est relativement aisé de les reconnaître grâce à leur gros noyau à fond violet, faiblement chromatinien et fréquemment ovale, alors qu'il reste rond chez les cellules érythro-sinophiles.

Bien que chez les témoins le noyau soit souvent peu apparent en raison de l'abondante charge de granules HPb-positifs, il est très nettement plus petit que chez les sujets expérimentés.

Le séjour en eau déminéralisée provoque donc la stimulation très active de ce type de cellules.

b3. Cellules hématoxyline au plomb positives de la méta-adénohypophyse

Bien que, chez les témoins, les cellules définies comme le premier type de la méta-adénohypophyse soient assez petites et ne comportent que de rares granules dans le cytoplasme très foncé après coloration de MacConaill, le séjour en eau déminéralisée réduit encore la taille et la charge granulaire de la cellule (schéma 4, 1) ; elle prend une forme tout-à-fait irrégulière, anguleuse, et le noyau particulièrement sombre adopte lui-même dans un cas un fort polymorphisme (schéma 4, II). Dans ces conditions, la mesure des deux diamètres n'a guère de signification, d'autant plus que leur moyenne atteint des valeurs parfois très basses ($2,98 \pm 0,05 \mu\text{m}$, schéma 4, II). Pour les autres animaux, le diamètre nucléaire moyen est sensiblement inférieur à celui des témoins : $3,54 \pm 0,02 \mu\text{m}$ à $3,63 \pm 0,03 \mu\text{m}$ pour $3,72 \pm 0,03 \mu\text{m}$. Toutefois chez la tanche placée séparément à l'eau distillée, bien que la charge granulaire soit réduite (fig. 3, pl. VII), le diamètre nucléaire n'est pas modifié : $3,71 \pm 0,03 \mu\text{m}$.

b4. Cellules acidophiles de la méta-adénohypophyse

Nous avons déjà signalé l'affinité discrète de grosses cellules du lobe méta-adénohypophysaire pour les colorants acides, ainsi que leur légère réactivité au P.A.S. (CHAPITRE PREMIER). Le séjour en eau distillée provoque une stimulation intense des cellules de ce type, qui deviennent prédominantes dans le lobe et sont hypertrophiées et pratiquement chromophobes. L'hypertrophie du noyau est spectaculaire ; il devient très gros et remarquablement sphérique dans toutes les zones de la méta-adénohypophyse. Son contenu est clair et il renferme jusqu'à deux nucléoles bien nets à vraiment volumineux.

c. Effet du séjour en eau distillée sur la teneur en neurosécrétion de la neurohypophyse et sur le noyau hypothalamique préoptique (NPO)

Le matériel Gomori-positif est élaboré dans les péricaryones de grosses cellules neurosécrétrices, groupées dans les parois du troisième ventricule diencephalique sous forme de deux amas symétriques qui constituent le noyau préoptique. Ces corps cellulaires émettent des axones qui forment le faisceau hypothalamo-hypophysaire et qui établissent des terminaisons neurohémales dans la neurohypophyse proprement dite, mais pénètrent également les différentes zones de l'adénohypophyse (CHAPITRE PREMIER).

Comme chez les autres Téléostéens, le NPO se subdivise en deux régions d'après la taille des péricaryones : une partie magnocellulaire dorsale constituée de grandes cellules et une partie parvocellulaire ventrale composée de cellules plus petites. Ces deux régions réagissent de façon dissociée à l'hypotonie du milieu extérieur.

c1. La pars magnocellulaire du NPO

La disparition du matériel neurosécrété hématoxyline chromique-positif des péricaryones de la pars magnocellulaire du NPO est des plus frappantes chez les tanches ayant séjourné dans l'eau distillée (fig. 1, pl. VIII). Alors que la plupart des cellules sont bien chargées chez les témoins, les grains Gomori-positifs ont pratiquement disparu dans les cellules de la pars magnocellulaire préoptique des tanches expérimentées. Le cytoplasme reste abondant, il est finement et inten-

sément vacuolisé. Cet aspect vacuolaire préexiste cependant chez les témoins où il est souvent masqué par l'abondant produit de neurosécrétion (fig. 2, pl. VIII). Il ne semble donc pas que ces cellules soient hypertrophiées en eau distillée. D'ailleurs, leurs noyaux apparaissent curieusement comme fortement réduits ; ils sont peu nets et de taille très petite. Il est rare d'y rencontrer des nucléoles alors qu'ils sont volumineux dans les gros noyaux, bien marqués et très polymorphes de la région magnocellulaire des tanches témoins.

c2. La pars parvocellulaire du NPO

Cette région ne semble guère affectée par le séjour en eau distillée. Les cellules conservent leur taille et leurs granulations qui sont, par ailleurs, agglomérées en mottes plus grossières que dans la pars magnocellulaire. Les noyaux, ronds ou faiblement indentés, sont de taille comparable à celle des témoins. On remarque néanmoins l'absence de petits nucléoles tels qu'ils existent souvent chez les tanches élevées en eau courante (fig. 3 et 4, pl. VIII).

c3. La pars nervosa de l'hypophyse

La neurosécrétion accumulée dans le lobe neuro-intermédiaire des tanches expérimentées est nettement réduite par rapport à celle des animaux de référence (fig. 5 et 6, pl. VIII). Le matériel Gomori-positif est constitué de grains plus fins et répartis préférentiellement en bordure de la basale des cordons épithéliaux, alors qu'il envahit abondamment les branches nerveuses des témoins sous forme de grosses mottes.

Dans les autres régions de la *pars nervosa* et spécialement dans les ramifications qui pénètrent la pro-adénohypophyse, la neurosécrétion se rencontre sous forme de gouttelettes extrêmement fines, en quantité considérable chez les deux séries comparées d'animaux.

III — MODIFICATIONS DE L'INTERRENAL ET DE L'HYPOPHYSE CHEZ LA TANCHE MAINTENUE EN EAU DE MER DILUÉE A 12,5 % ET A 20 %

1 — MATERIEL ET METHODES

Les tanches de cette série expérimentale proviennent du second lot d'animaux reçu, acclimaté et utilisé au cours du mois de mai 1972. Elles ont été placées 24 jours en eau de mer diluée : deux dans un aquarium de 25 litres d'eau à 20 % d'eau de mer provenant de

Tamaris, et cinq dans un aquarium de 55 litres à 12,5 %. Les bacs étaient équipés du dispositif habituel de filtration et d'oxygénation. La température ambiante de 11°C au premier jour s'est élevée à 15°C pendant la durée du séjour.

Les quatre tanches "témoins non injectés" du traitement à la dexaméthasone servent également de témoins pour cette série expérimentale, car elles ont été élevées en eau courante dans les mêmes conditions, à la même période et pendant une durée sensiblement identique.

Les préparations histologiques de l'hypophyse et de l'interrénal sont obtenues par les techniques déjà citées et décrites.

2 — RESULTATS

a. Effet du séjour en eau de mer diluée sur l'interrénal

Les cellules interrénaliennes sont dépourvues de caractères cytologiques particuliers, tout au moins dans les conditions de coloration utilisées qui permettent, en dehors de l'estimation de l'hypertrophie cellulaire ou nucléaire, d'apprécier finement leur niveau d'activité. En effet, l'aspect vacuolisé du cytoplasme et la netteté du chondrione n'apparaissent pas modifiés par le séjour en eau de mer diluée. Nous avons donc eu recours au procédé caryométrique habituel du dessin sur papier des contours des noyaux de l'interrénal et de la pesée de leur découpage.

Les valeurs proportionnelles à la surface nucléaire moyenne de l'interrénal sont rapportées dans le tableau IV avec les caractéristiques individuelles des animaux.

Chez les tanches placées en eau de mer à 20 %, l'interrénal présente une stimulation analogue à celle des témoins pour l'une, et supérieure pour l'autre, si l'on se réfère aux valeurs de la surface nucléaire moyenne relative.

Chez les tanches maintenues pendant la même durée de 24 jours en eau de mer à 12,5 %, à l'exception de l'une dont la surface nucléaire moyenne atteint une valeur analogue à celle des témoins, les mesures traduisent chez les autres une certaine réduction des noyaux de l'interrénal, et donc de son activité. Cette sensible atrophie nucléaire est illustrée par la comparaison des fig. 3 et 4, pl. VI. Les noyaux des traités (fig. 3) sont en outre moins fréquemment nucléolés que chez les témoins (fig. 4). La comparaison des valeurs

TEMOINS

N°	POIDS EN g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
79	106	M	V	15	3460
80	112	F	V	15	3392
81	147	F	V	15	3315
82	112	M	P	15	3912

EAU DE MER 20 %

N°	POIDS EN g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
83	128	F	V	24	3552
84	123	M	T T S	24	4284

EAU DE MER 12,5 %

N°	POIDS EN g	SEXE	PIGMENTATION	DUREE EN JOURS	TAILLE NUCLEAIRE RELATIVE
85	142	F	V	24	2908
86	133	M	V	24	3470
87	127	F	P	24	2923
88	134	F	V	24	2827
89	135	M	T P	24	3022

- . T P = très pâle ; P = pâle ; V = vert ; T T S = extrêmement sombre
 . Résultats statistiquement non significatifs.

TABLEAU IV

obtenues chez les expérimentés avec celles des témoins, par le test de Student, ne permet cependant pas de révéler de modifications statistiquement significatives.

b. Effet du séjour en eau de mer diluée sur l'adénohypophyse

b1. Cellules érythrosinophiles de la pro-adénohypophyse

La coloration par l'érythrosine des cellules acido-

philes de la pro-adénohypophyse est extrêmement variable d'un animal traité à l'eau de mer à un autre, indépendamment de la dilution. Chez certains animaux, ces cellules sont très intensément colorées en rouge très sombre par le TCH et possèdent jusqu'à 5 ou 6 vacuoles apicales d'approximativement 0,5 à 1,5 μm de diamètre. Chez d'autres, bien que les méthodes de coloration soient rigoureusement semblables, l'érythrosinophilie est des plus faibles, visible à l'existence de granules assez rares. Dans ce cas la cellule semble chromophile à

faiblement basophile. Le plus fréquemment, les deux aspects cellulaires peuvent coexister dans la pro-adénohypophyse d'un même animal où les cellules hyper-acidophiles sont alors numériquement minoritaires. Chez ces tanches traitées, les cellules fortement acidophiles ou non renferment des noyaux irrégulièrement arrondis, bien chromatiques et dépourvus de nucléoles. Ils sont petits et une estimation rapide du diamètre nucléaire moyen, résultant de quelques dizaines de mesures des grands et petits diamètres, fournit des valeurs variant de $3,51\ \mu\text{m}$ à $3,74\ \mu\text{m}$ (écart type non calculé).

Cette réduction nucléaire est flagrante, comparée aux noyaux volumineux et clairs des mêmes cellules de la pro-adénohypophyse des témoins. Leur diamètre est en effet de l'ordre de $4,31\ \mu\text{m}$ à $4,69\ \mu\text{m}$. La charge granulaire est également variable parmi les cellules pro-adénohypophysaires des témoins et n'apparaît donc pas radicalement différente dans les deux groupes comparés d'animaux.

b2. Cellules hématoxyline au plomb-positives de la pro-adénohypophyse

La pro-adénohypophyse des animaux maintenus plus de 3 semaines en eau de mer diluée présente, après coloration à l'hématoxyline au plomb, de très importantes modifications. L'importance prédominante des cellules fortement colorées s'impose à la première observation (fig. 1, pl. IX). Comparativement aux témoins élevés en eau douce (fig. 2, pl. IV), ces cellules apparaissent en effet fortement élargies et entièrement chargées en grains HPb-positifs. De plus, elles semblent sensiblement plus nombreuses, mais la réduction des cellules acidophiles, qui constituent habituellement la majeure partie des cordons épithéliaux, peut être responsable de cette impression. Quoi qu'il en soit, les noyaux sont nettement réduits par rapport à ceux des cellules analogues des témoins.

Cette apparente hypertrophie cellulaire, accompagnée de surcharge en granules et de réduction des noyaux, peut sembler *a priori* paradoxale. Il est notable cependant que ces modifications sont à peu près identiques chez tous les animaux traités, quelle que soit la concentration saline subie. D'autre part, il n'est pas à négliger que chez chacune de ces tanches, existe dans la pro-adénohypophyse, une variabilité de la taille de ces éléments cellulaires HPb-positifs indubitablement plus forte que chez les témoins.

b3. Cellules hématoxyline au plomb-positives de la méta-adénohypophyse

Colorées électivement dans la méta-adénohypophyse par l'hématoxyline au plomb, ces cellules présentent, chez les tanches soumises à l'eau de mer à 12,5 % et 20 %, des aspects morphologiques variés d'un animal à l'autre. Pour la plupart, et de manière analogue à tous les témoins, elles sont arrondies et renferment des granulations HPb-positives peu abondantes dans un cytoplasme finement vacuolisé. Chez un animal placé en eau de mer à 20 % la granulation encore plus faible et le noyau fortement hypertrophié. Par contre, chez un autre (eau de mer à 12,5 %), ces cellules sont plus petites, et mieux chargées de granules HPP-positifs.

b4. Cellules acidophiles de la méta-adénohypophyse

Ces cellules exhibent une forte érythrosinophilie après coloration au TCH (fig. 3, pl. IX). Elles sont en effet bourrées de gros grains acidophiles. Cet aspect fortement granuleux existe tant dans les cellules de la coulée dorso-ventrale antérieure que dans les cellules plus individualisée des zones périphériques postérieures de la méta-adénohypophyse. Les noyaux n'apparaissent pas particulièrement inactifs car ils restent clairs et globuleux. Ils sont en outre presque constamment munis d'un nucléole, quoique petit, dans la zone antérieure du lobe.

Ces images suggèrent une nette réduction de la décharge cellulaire sous l'influence de l'hypersalinité du milieu. En effet, chez les témoins, les grains acidophiles sont plus rares et n'envahissent qu'un pôle de la cellule. L'intensité de la réaction au PAS, réalisée sans contre-coloration, coïncide par ailleurs nettement avec le degré d'acidophilie. Les noyaux sont bien actifs chez les témoins dans le massif cellulaire antérieur et, pour la plupart des cas, dans les autres régions également (fig. 4, pl. IX).

Le diamètre nucléaire moyen, estimé chez un témoin, est de $4,44 \pm 0,02\ \mu\text{m}$ et se trouve effectivement réduit à des valeurs comprises entre $3,98 \pm 0,07\ \mu\text{m}$ et $4,02 \pm 0,03\ \mu\text{m}$. Ces mesures portent sur 100 noyaux de cellules prises au hasard dans les deux régions de la méta-adénohypophyse que nous avons définies (CHAPITRE PREMIER), car une distinction précise entre elles serait naturellement arbitraire.

c. Effet du séjour en eau de mer diluée sur la teneur en neurosécrétion Gomori-positif de la neurohypophyse et sur le noyau préoptique de l'hypothalamus (N.P.O.)

Comme précédemment, 12 à 15 coupes concernant à la fois le N.P.O. et l'hypophyse des témoins et des expérimentés sont examinées après coloration à l'hématoxyline chromique de Gomori et contre-coloration par la phloxine.

Dans la **neuro-hypophyse**, et spécialement dans le lobe neuro-intermédiaire, la neurosécrétion, abondante sous forme de gros grains Gomori-positifs agglomérés en mottes jusque dans les plus fines ramifications chez les tanches témoins, devient sensiblement plus rare après séjour en eau de mer (fig. 6 et 5, pl. X).

Les péricaryones et les cônes d'émergence des cellules neurosécrétrices de la **pars magnocellulaire** du NPO subissent eux-mêmes une nette déplétion de granules colorés par l'hématoxyline chromique, alors qu'ils en sont très chargés chez les témoins (fig. 1 et 2, pl. X). Cette décharge ne retentit pas sur l'aspect des noyaux très polymorphes qui ne subissent pas de modifications nettes de leur taille. Les nucléoles phloxino-philes apparaissent cependant moins développés que chez les témoins où ils sont munis de granules très réfringents.

La réaction de la **pars parvocellulaire** au traitement est différente de celle de la pars magnocellulaire. Les cellules neurosécrétrices sont marquées par une intense charge granulaire mais le cytoplasme ne forme plus qu'une couronne réduite autour d'un noyau dépourvu de nucléole (fig. 3, pl. X). Les cellules de cette zone du N.P.O. sont en effet très nettement plus grandes chez les témoins, et leurs noyaux de taille comparable peuvent être nucléolés (fig. 4, pl. X).

IV — DISCUSSION : CORRELATIONS ET INTERPRETATION DES MODIFICATIONS HISTOLOGIQUES DE L'INTERRENAL ET DE L'HYPOPHYSE DE LA TANCHE SOUMISE A DES CONDITIONS OPPOSEES DE SALINITE AMBIANTE

1 — INTERRENAL ET CELLULES CORTICOTROPES

La stimulation de l'interrénal de la Tanche en eau

distillée est indubitable. Pour diverses raisons, il est vraisemblable qu'il s'agit d'une véritable tentative d'adaptation physiologique au milieu déminéralisé, plutôt que d'un stress non spécifique.

En effet, chez l'Anguille adaptée en eau douce, de fortes doses de cortisol exogène, comme également celles libérées par l'interrénal du poisson lui-même, soumis à un stress, provoquent un bilan négatif des échanges de sodium tandis que de faibles doses renversent la balance (HENDERSON et CHESTER JONES, 1967). Une observation antérieure nous suggère qu'une semblable action des corticostéroïdes peut vraisemblablement se produire chez la Tanche. Chez cet animal, manipulé pour sa mise en place dans une chambre bicompartimentée remplie d'eau normale, le bilan branchial des échanges sodiques est négatif pendant les trois premières heures. Au delà, le flux net d'absorption redevient progressivement positif et s'équilibre avec les éliminations sodiques rénales (RIPPLINGER et ROMAIN, non publié). Or, l'état d'activité de l'interrénal en eau distillée ne suggère pas qu'il existe une synthèse et une libération considérables de stéroïdes qui puissent agir à l'encontre de l'indispensable économie de sodium. En effet, l'aspect histologique de l'interrénal, comme les mesures des diamètres nucléaires moyens, montrent que son activité est plus faible qu'après le traitement par la métopirone. Cet inhibiteur de la corticostéroïdogénèse agit sur l'interrénal de la Tanche par une intense libération d'hormone corticotrope, où elle provoque de nombreuses mitoses, qui ne sont pas observées chez les individus de la même époque placés en eau distillée. D'ailleurs, l'examen direct des cellules HPb-positives dont nous avons démontré, par le contre-traitement à la dexaméthasone, la fonction corticotrope, ne révèle pas une stimulation aussi intense qu'après traitement par la métopirone. Leur hypertrophie, bien que forte, n'entraîne en effet qu'une dégranulation incomplète.

On peut donc penser que la Tanche en eau distillée tente de compenser les pertes passives de sels par hyper-sécrétion interrénalienne, qui entraîne la stimulation d'un dispositif d'absorption active d'ions, tel qu'il existe dans les cellules spécialisées de l'épithélium branchial de certains téléostéens (CHAPITRE CINQUIEME, I). Naturellement, la preuve directe que ces mécanismes se produisent effectivement chez la Tanche ne peut être apportée que par la physiologie. Il n'en reste pas moins qu'il est imaginable que, dans l'impossibilité d'absorber des ions manquants dans le milieu, le poisson ne peut que mourir dans un délai plus ou moins grand, fonction

de la capacité de résistance au flux minéraux sortant et de la tolérance spécifique de l'espèce à la réduction progressive de l'osmolarité des compartiments liquidiens et des tissus.

Nos résultats ont montré une évidente variabilité de la réponse de l'interrénal des animaux placés plusieurs semaines en eau de mer diluée. Diverses observations autorisent une tentative d'interprétation de ces résultats.

La première concerne l'aspect remarquablement identique des cellules corticotropes HPb-positives de la pro-adénohypophyse de toutes les tanches placées en eau de mer à 12,5 ‰ ou 20 ‰. En effet, les cellules à ACTH apparaissent chez ces animaux comme nettement hypoactives, avec des noyaux petits et une très forte charge granulaire, quelle que soit l'activité parfois inégale de l'interrénal, exprimée par la valeur de la surface nucléaire relative. Par ailleurs, ces cellules sont plus grandes que chez les témoins et leur hypertrophie peut sembler paradoxale. On peut cependant l'expliquer par une stimulation transitoire telle qu'elle se produit dans les cellules analogues de l'hypophyse de *Salmo salar* au stade smolt (OLIVEREAU, 1962 b). Cette stimulation chez la Tanche peut être due au changement brusque de milieu et être suivie par un lent réajustement physiologique aux nouvelles conditions osmotiques, qui se traduit par une mise au repos. Les cellules restent dans l'ensemble de grande taille mais la présence de bon nombre d'entre elles, bien chargées également mais à cytoplasme réduit, suggère, bien qu'il faille le vérifier, que tous les éléments cellulaires de ce type deviennent finalement de taille réduite après un traitement suffisamment long. Quoi qu'il en soit, nous sommes obligé d'admettre qu'un autre facteur endocrinien, non modulé par la salinité expérimentalement élevée du milieu, stimule également l'interrénal.

Or, seconde observation, nous avons remarqué que les tanches ayant une activité de l'interrénal relativement forte après séjour en eau de mer diluée (et l'une d'elles tout particulièrement) étaient des poissons de pigmentation considérablement plus sombre que les autres. Il est remarquable, en outre, que cet état pigmentaire était le même après 24 jours en eau de mer diluée qu'au moment où les tanches furent enlevées de leur bac d'eau douce. La pigmentation échappe donc aux stimuli osmotiques en milieu hypersalin.

Corrélativement, les cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse sont exceptionnellement actives chez les tanches assombries et surtout chez celle qui

présentait la pigmentation la plus noire et dont l'interrénal était, nous l'avons vérifié, le plus actif. Il est donc vraisemblable que l'intermédiaire puisse avoir un effet corticotrope et fausser la signification statistique de la réduction d'activité de l'interrénal sous l'effet de l'hyper-salinité du milieu. Naturellement, ici encore, cet effet reste à prouver de façon directe.

La mise au repos de l'interrénal en eau de mer diluée, chez les tanches de pigmentation normale, est rendue sensible par l'activité déjà considérable des témoins du mois de mai. En effet, les surfaces nucléaires relatives de l'interrénal de ces animaux tombent à des valeurs à peine supérieures à celles obtenues après traitement par la dexaméthasone et qui sont de l'ordre de celles des témoins d'août. Comme la dexaméthasone constitue une sorte d'hypophysectomie, il est concevable que l'hypoactivité de l'interrénal en eau de mer, soit, *a priori*, peu évidente dans la première série d'animaux. L'absence de modifications de l'interrénal chez une espèce voisine, *Carassius auratus* (OGURI, 1969 c), soumise à des concentrations salines identiques, est peut-être liée à cette restriction.

Cette réaction de l'interrénal en eau de mer diluée apparaît donc exactement opposée à la stimulation provoquée par le milieu déminéralisé. Nous sommes donc tentés de considérer cette relative inactivité de l'interrénal de la Tanche en milieu salin, comme significative de la réduction d'activité du système actif de pompage électrolytique. L'intensité de l'absorption ionique n'a pas lieu d'être très importante, car les flux passifs hydriques et minéraux sont diminués par un écart réduit des concentrations osmotiques intérieures et ambiantes.

L'extrusion active des ions après un stress suggère que les corticostéroïdes libérés brutalement, à doses vraisemblablement élevées, stimulent un mécanisme d'élimination électrolytique. Cependant la Tanche, espèce sténohaline d'eau douce, ne peut tolérer un milieu hypertonique, et il est peu probable qu'un tel fonctionnement puisse favoriser une adaptation durable. Les concentrations utilisées présentement ne permettent pas d'apporter d'information à ce sujet.

2 — CELLULES ERYTHROSINOPHILES DE LA PRO-ADÉNOHYPOPHYSE

Les cellules acidophiles de ce lobe hypophysaire sont stimulées par un séjour de 3 à 4 jours en eau

déminéralisée, comme l'atteste en particulier leur hypertrophie nucléaire. Inversement, elles présentent des noyaux réduits, hypo-actifs après un séjour en eau de mer diluée. Les variations de l'acidophilie sont cependant d'interprétation complexe et nous ne pouvons exclure la présence éventuelle de cellules supplémentaires chromophobes, telles qu'il en existe chez divers Téléostéens (AOKI et UEMURA, 1970 ; LEATHERLAND, 1970 a ; 1972).

Ce mode de comportement de l'activité cellulaire, sous l'influence des divers stimuli osmotiques, identifie ces cellules pro-adénohypophysaires de la Tanche aux éléments cellulaires élaborateurs du facteur de survie en eau douce ou initiateurs du "water-drive" des Urodèles ; c'est-à-dire d'une hormone analogue à la prolactine, telle qu'elle existe chez d'autres Téléostéens (même chapitre, I). D'ailleurs, la prolactine agit spécifiquement sur la balance minérale par réduction du flux sortant sodique, essentiellement au niveau branchial (POTTS et EVANS, 1966 ; MAETZ, MAYER et CHARTIER-BARADUC, 1967 ; ENSOR et BALL, 1968 b ; DHARMAMBA, 1970), et la stimulation de ces cellules en milieu fortement hypo-osmotique, où les pertes minérales passives sont importantes, constitue également une véritable tentative d'adaptation physiologique.

3 — CELLULES ACIDOPHILES DE LA META-ADENOHYPOPHYSE

L'activité des cellules de ce type dans la méta-adénohypophyse de la Tanche semble sous une forte dépendance des stimuli osmotiques. Très hypertrophiées et dégranulées en eau déminéralisée, elles sont morphologiquement réduites et très acidophiles en eau de mer. Corrélativement, les cellules sont alors plus intensément PAS-positives que chez les témoins.

CHAVIN (1956) a décrit la régression de cellules acidophiles de la méta-adénohypophyse chez un autre Cyprinidé, *Carassius auratus*, après un temps assez court dans une solution de NaCl à 0,7 ‰. On ne peut être certain, en l'absence de coloration par l'hématoxyline au plomb, de son analogie avec les PAS-positives, chromophobes vis-à-vis de ce colorant. D'ailleurs, chez *Oryzias latipes*, ce sont les cellules HPb-positives qui sont acidophiles, les cellules PAS-positives étant révélées par le bleu d'aniline (AOKI et UEMURA, 1970).

OLIVEREAU et BALL (1970) ont répertorié un certain nombre de cas où des cellules réellement ana-

logues réagissent de cette façon aux divers stimuli osmotiques (même chapitre I). Chez la tanche, la méta-adénohypophyse est volumineuse, et ce type cellulaire y est extrêmement bien représenté. Malheureusement, la nature et l'effet physiologique des produits élaborés par ces cellules acidophiles et PAS-positives ne sont même pas soupçonnés.

4 — CELLULES HPb-POSITIVES DE LA META-ADENOHYPOPHYSE

La corrélation existant entre l'état de stimulation des cellules marquées dans la méta-adénohypophyse par la coloration de MacConaill et le degré de pigmentation des tanches a déjà été évoquée au CHAPITRE TROISIEME et dans cette discussion.

Si ces cellules et la pigmentation ne sont pas modifiées par l'augmentation de la salinité du milieu, il n'en est pas de même en eau distillée où les cellules HPb-positives méta-adénohypophysaires sont réduites et les animaux très pâles. Il est vrai que, chez les témoins, les cellules des animaux d'août ne sont pas aussi actives que chez ceux de mai. Le pâlissement des animaux peut cependant être mis en corrélation avec une régression morphologique plus prononcée de ces cellules (pl. XXII, II).

Nous ne disposons pas actuellement d'éléments qui permettent une interprétation de cet effet pigmentaire provoqué chez la Tanche, au niveau des cellules mélanotropes, par le milieu très déminéralisé. D'ailleurs ce résultat est contradictoire de l'observation faite par OLIVEREAU (1966) chez l'Anguille maintenue en eau distillée, où la livrée pigmentaire subit un noircissement, si elle n'est pas hypophysoprive. Pourtant, BAKER (1972) observe une "complète pâleur" chez les anguilles de la même espèce soumises au même traitement, tandis que les cellules HPb-positives du lobe intermédiaire ne sont pas affectées. L'absence d'électrolyte pourrait donc, au moins dans ce cas, retentir directement sur les mélanophores.

Des données nouvelles obtenues au CHAPITRE SIXIEME permettent de réouvrir cette question dans la discussion générale (CHAPITRE SEPTIEME).

5 — LA NEUROSECRETION GOMORI-POSITIVE

Le système neurosécréteur hypothalamique de la Tanche a été traité à fond par SCHARRER (1937), BARGMANN et HILD (1949), HILD (1950). De plus

une étude cytologique remarquablement détaillée a été réalisée par SCHIEBLER et HARTMANN (1963). Nous n'avons donc pas abordé de description complète des différents étages de l'axe hypothalamo-hypophysaire Gomori-positif chez nos animaux.

Par contre, nous nous sommes attaché à décrire les modifications des cellules neurosécrétrices du N.P.O. et de la teneur en neurosécrétion de la neurohypophyse, dans les différentes conditions de salinité ambiante. Ainsi nos résultats ont montré que la discrimination de deux pars dans le N.P.O. n'est pas seulement morphologique mais aussi fonctionnelle. Les résultats de SZABO et MOLNAR (1965 a) montrent également l'individualité réactionnelle de chacune de ces deux régions chez *Misgurnus fossilis*.

Seule la pars parvocellulaire du N.P.O. de la Tanche répond à l'augmentation de la salinité par une nette mise au repos des cellules, sans déplétion de neurosécrétion.

La pars magnocellulaire présente des modifications plus complexes. Elle semble toutefois plus fortement altérée en eau distillée par une déplétion plus importante qu'en eau de mer diluée. Cependant, la régression nucléaire des cellules de cette pars en milieu désionisé semble difficile à expliquer dans la simple hypothèse d'un effet diurétique des principes actifs transportés.

En eau de mer à 12,5 ‰ ou 20 ‰, la diminution de la quantité de neurosécrétion du N.P.O. semble en accord avec les résultats de SCHIEBLER et HARTMANN (1963) qui décrivent des modifications semblables après un court séjour des tanches dans une solution de NaCl à 1,4 ‰, 2 ‰ ou en eau de mer de la Baltique. Cependant, contrairement à ces auteurs, nous n'observons pas d'effet stimulant sur les noyaux des cellules neurosécrétrices, et la neurosécrétion est quelque peu réduite dans la neurohypophyse. La difficulté de mettre en évidence des modifications significatives du tractus neurosécréteur a été parfois soulignée en raison de grandes variations individuelles. Il semble indispensable de signaler que les modifications observées chez nos tanches sont remarquablement constantes parmi les animaux traités. De même, tous les témoins, quel que soit le lot dont ils proviennent (mai ou août), présentent eux-mêmes un aspect homogène d'activité et de charge de ce système neurosécréteur.

Le séjour en eau de mer implique la nécessité d'une rétention hydrique. Une autre expérience, non

rapportée ici, de déshydratation de la Tanche, en survie hors de l'eau, déclenche cependant des modifications diamétralement opposées du système neurosécréteur Gomori-positif. Deux tanches placées en récipient clos, rempli d'O₂ et muni d'un dispositif d'absorption de CO₂ (KOH à 20 ‰), sont conservées, l'une deux jours et demi, l'autre quatre jours. Elles perdent au cours du traitement une quantité d'eau correspondant à environ 10 ‰ de leur poids corporel. L'examen du système hypothalamo-hypophysaire révèle une charge considérable de matériel neurosécrété, tant dans la neurohypophyse que dans le NPO. Si cette expérience très éloignée des conditions naturelles conserve une valeur physiologique, il peut résulter que, chez la Tanche, la neurosécrétion Gomori-positif ne manifeste certainement pas de propriétés anti-diurétiques.

En fait, bien que les principes neurohypophysaires aient indubitablement des effets osmorégulateurs (LAHLOU et GIORDAN, 1970), il semble que les retentissements du degré de salinité ambiante sur la neurosécrétion hypothalamique et neurohypophysaire, qui les véhicule, soient brouillés par d'autres facteurs incitant la neurosécrétion. A cet égard, quelques travaux ont illustré l'innervation de diverses catégories cellulaires de l'adénohypophyse par des fibres porteuses de granules Gomori-positifs (DA LAGE, 1955 ; 1958 ; KNOWLES et VOLLRATH, 1966 a ; VOLLRATH, 1967 ; LEATHERLAND, 1970 a et b). Chez la Tanche, il est vraisemblable qu'un tel contrôle puisse exister, en raison des figures d'innervation étroite que nous avons décrites (CHAPITRE PREMIER).

V — EN RESUME, chez la Tanche, l'interrénal est mis en jeu dans les mécanismes de régulation de l'homéostasie hydro-minérale et répond à la stimulation des cellules corticotropes lorsque le milieu est déminéralisé.

Deux autres types cellulaires de l'adénohypophyse réagissent aux modifications de la salinité ambiante : les cellules à prolactine et une catégorie de cellules énigmatiques de la méta-adénohypophyse.

Les cellules mélanotropes ne paraissent pas modifiées de façon directe par les stimuli osmotiques. Elles peuvent, semble-t-il, pouvoir activer l'interrénal. Nous sommes donc amené à tenter de les faire réagir électivement, dans le double but d'apporter de nouveaux arguments relatifs à leur fonction et d'observer leur effet éventuel sur l'interrénal.

CHAPITRE SIXIEME

**EFFETS SUR LA CYTOLOGIE ADENOHYPHYSIAIRE DE L'ILLUMINATION PERMANENTE
DE LA TANCHE PLACEE SUR FOND BLANC ET SUR FOND NOIR. COMPARAISON AVEC
LES MODIFICATIONS NATURELLES DES CELLULES MELANOTROPES**

Le niveau d'activité sécrétoire des cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse présente une bonne coïncidence avec le degré de pigmentation des Tanches. Cette observation a déjà été évoquée aux CHAPITRES TROISIEME et CINQUIEME. Nous avons néanmoins cherché à confirmer la fonction mélanotrope de ce type cellulaire en modifiant expérimentalement la pigmentation des animaux.

Les téléostéens réalisent une adaptation mimétique de leur chromaticité à l'environnement, principalement grâce aux déplacements de pigments mélaniques dans des cellules spécialisées, abondantes dans la peau : les mélanophores. En provoquant une mélanodispersion dans ces chromatophores par le maintien des poissons sur fond noir, ou inversement une cytoconcentration des mélanosomes chez ces animaux placés sur fond blanc, plusieurs mécanismes sont mis en jeu au cours des modifications pigmentaires. Ainsi le déclenchement d'un réflexe opto-pigmentaire, agissant par innervation directe de ces cellules chromatiques, intervient-il de façon prépondérante, tandis que le stimulus affecte également les cellules mélanotropes du lobe intermédiaire qui reçoit lui-même d'abondantes fibres adrénérergiques.

Nous nous proposons donc d'évoquer tout d'abord ce double aspect de la physiologie des mélanophores chez les Téléostéens. Les modifications des cellules mélanotropes, après adaptation chromatique provoquée chez la Tanche, seront ensuite rapportées et comparées finalement à leurs modifications naturelles mises en évidence par les deux séries de témoins. L'effet de l'illumination est recherché sur l'interréal.

I — CONTROLE NERVEUX ET HORMONAL DES CHROMATOPHORES DES TELEOSTEENS

1 — Le réflexe nerveux opto-pigmentaire

L'innervation des chromatophores des Téléostéens repré-

sente une adaptation fonctionnelle rare parmi les Vertébrés. Elle n'existe pas, par exemple, chez les Amphibiens qui sont cependant doués d'importantes modifications physiologiques de leur chromaticité (WARING, 1963). La démonstration de l'existence de contact synaptique neuro-cellulaire est récente, bien que BALLOWITZ (1893) ait décrit, après technique argentique, un plexus nerveux associé au mélanophore. L'opinion que les mouvements pigmentaires sont placés sous contrôle nerveux a été forgée à la suite de travaux déjà anciens (POUCHET, 1867). VON FRISCH (1911) démontra l'existence chez le Vairon de fibres nerveuses autonomes, issues d'une région moyenne de la moelle épinière, dont diverses sections provoquent la mélanodispersion, et dont la stimulation entraîne l'agréga-tion intracellulaire des mélanosomes. L'existence de fibres nerveuses antagonistes, c'est-à-dire mélanodispersantes, ne semble pas toutefois fermement établie (PARKER, 1948 ; HEALEY et ROSS, 1966 ; ABBOTT, 1968).

L'oeil est l'organe sensoriel primaire responsable de cet effet pigmentaire dans les conditions physiologiques (SUMNER, 1933). La lumière réfléchiée y stimule la zone supérieure de la rétine et entraîne la mélanoconcentration et le pâlis-sement chez *Fundulus heteroclitus*. Inversement, la lumière directe n'affecte que la portion rétinienne inférieure, et les animaux s'assombrissent par mélanodispersion (BUTCHER, 1939). Or, la lumière se réfléchit d'autant mieux que l'environnement, et en particulier la teinte du fond, sont clairs. Ces mécanismes peuvent donc expliquer de façon excellente la rapidité de l'adaptation chromatique.

Divers auteurs, par la recherche des localisations topographiques des différentes cellules visuelles, ont tenté de démontrer l'existence de différences morphologiques entre ces deux régions de la rétine, dont la stimulation lumineuse (BUTCHER, 1939) ou l'ablation (GENTLE, 1972) entraînent dans les deux cas des effets pigmentaires antagonistes.

La stimulation électrique directe de ces fibres périphériques provoque l'agréga-tion intracellulaire des pigments des mélanophores (VON FRISCH, 1911 ; FUJII et NOVALES, 1969). Comme l'adrénaline reproduit cet effet pigmentaire, PARKER (1948) émet l'idée que les fibres puissent agir

également par l'intermédiaire de ce transmetteur chimique sympathico-mimétique et appartenir, par conséquent, au système orthosympathique. Cette hypothèse semble confirmée à l'heure actuelle, grâce aux résultats obtenus par l'utilisation d'agents bloquant électifs du système adrénargique (FUJII, 1961 ; SCHELIN, 1963 ; FOLLENIUS, 1971), qui inhibent l'adaptation pigmentaire physiologique. Un argument supplémentaire est apporté par la description sur les mélanophores de divers Téléostéens d'un plexus nerveux qui développe, en lumière U.V., la fluorescence spécifique des catécholamines (JACOBOWITZ et LATIES, 1968 ; FALCK, MÜNTZING et ROSENGREN, 1969).

Les relations électrophysiologiques—stimulation—réponse— indiquent par ailleurs que le système d'innervation est de "type polyneuronal" (FUJII et NOVALES, 1969). Ces résultats reçoivent une confirmation morphologique par la révélation en microscopie électronique de l'existence de "structures présynaptiques" nombreuses, associées aux mélanophores, correspondant aux varicosités des fibres nerveuses décrites en lumière ultra-violette (FUJII et TAGUCHI, 1970).

Depuis les conclusions de Von Frisch, de nombreux travaux montrèrent l'existence, comme chez le Vairon, d'un système de fibres autonomes qui proviennent d'un centre médullaire et dont la stimulation par la lumière réfléchie provoque l'aggrégation des mélanosomes. Chez la Tanche, RIPPLINGER et coll. (1962) mirent en évidence l'existence d'un tel arc réflexe par diverses sections dissymétriques des chaînes sympathiques, ou de la moelle épinière. Chez cette espèce, il apparaît donc bien que les mouvements pigmentaires intracellulaires des mélanophores soient commandés également par voie nerveuse autonome.

2 — Le contrôle endocrinien des mélanophores

La synthèse de mélanine dans les mélanocytes apparaît placée sous l'induction de la corticotropine, d'après les résultats expérimentaux de CHAVIN (1956) sur le *Carassius xanthique*, c'est-à-dire dépourvu de mélanophores. PICKFORD et KOSTO (1957) ont montré le rôle de la prolactine dans cette mélanogénèse chez *Fundulus heteroclitus* hypophysectomisé. Enfin l'hormone mélanophorotrope, ou M.S.H., est également tenue pour responsable de la différenciation des mélanocytes chez l'Anguille (OLIVEREAU, 1972 b). Ces phénomènes constituent des modifications pigmentaires lentes qui sont dites morphologiques.

La M.S.H. possède cependant, très généralement, un effet mélanodisperseur impliqué au cours de l'accommodation pigmentaire physiologique des vertébrés dont de nombreux Téléostéens.

C'est le cas notamment du Cyprin (CHAVIN, 1956) et de l'Anguille (PICKFORD et ATZ, 1957), mais cette action sur la mélanocinèse reste toutefois variable dans ce groupe, selon l'espèce. Ainsi, chez *Fundulus heteroclitus*, aucune dispersion des granules de mélanine ne peut être obtenue *in vitro* après incorporation de α et β -MSH (ABBOTT, 1970). De plus, l'hypophysectomie n'empêche, en aucune façon, l'adaptation chromatique sur fond noir, si l'intégrité des voies ou des centres céphaliques du réflexe pigmentaire est conservée (ABBOTT et FAVREAU, 1970). D'autre part, les effets de l'hormone dans le cas général semblent inversés chez la Truite dont le mélanophore isolé, séparé des influences hormonales, présente une dispersion des pigments. La mise en présence de l'effecteur avec des extraits hypophysaires de Téléostéens entraîne l'agglomération dans le péricaryone des mélanosomes (BAKER, 1967). L'auteur montre que ces extraits, et tout spécialement ceux de la région postérieure de l'hypophyse de la Truite, entraînent bien, par ailleurs, l'assombrissement de la peau du Lézard *Anolis carolinensis*, utilisé couramment pour le dosage biologique de l'interméline. Ces mêmes extraits entraînent également la mélanodispersion chez l'Anguille dont les chromatophores réagissent donc de la même façon que ceux du Lézard ou des Amphibiens (BAKER, 1967).

Le rôle de la MSH sur la pigmentation des Poissons Téléostéens est également démontré de façon indirecte par la mise en évidence de corrélations entre les cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse et l'assombrissement de la livrée pigmentaire (cf. OLIVEREAU, 1971). Il semble que, dans les cas naturels où la relation a été démontrée, les modifications pigmentaires soient morphologiques. La déplétion provoquée des cellules mélanotropes entraîne par contre un assombrissement marqué et rapide de la pigmentation (OLIVEREAU, 1971 ; 1972 b) ; ce qui suggère donc que la mélanostimuline puisse intervenir également dans les phénomènes physiologiques d'accommodation pigmentaire.

En conclusion, deux grands types de mécanismes, nerveux et hormonal, peuvent régler l'adaptation chromatique des Téléostéens. La vitesse de réalisation du mimétisme pigmentaire indique la nature prédominante du contrôle selon les espèces : nerveuse si la réponse est rapide, hormonale si elle est lente, mixte pour les cas intermédiaires (NEILL, 1940).

II — EFFETS COMPARES DE L'ILLUMINATION AVEC FOND NOIR PUIS AVEC FOND BLANC SUR LA CYTOLOGIE DE L'ADÉNOHYPOPHYSE ET DE L'INTERRENAL DE LA TANCHE

1 — MATERIEL ET METHODES

Les dix tanches utilisées pour cette série expérimentale proviennent du lot d'animaux acclimatés aux conditions d'élevage du laboratoire, début août 1971. La moitié d'entre elles furent placées dans un bac de verre à fond garni de papier adhésif blanc, mesurant 0,70 m x 0,30 m et rempli d'une hauteur d'eau de 10 cm seulement. Les autres furent maintenues dans le même volume d'eau contenu dans un aquarium identique mais à fond noir. L'eau, oxygénée en permanence par diffuseur d'air comprimé, est siphonnée tous les deux jours, en même temps qu'elle est progressivement renouvelée. Les deux aquariums étaient placés l'un à côté de l'autre et les faces latérales en regard étaient opacifiées. Les animaux sont soumis en permanence à une illumination provoquée par un système d'éclairage placé à un mètre au-dessus du niveau de l'eau, pour éviter d'en élever la température. Il est constitué par un tube fluorescent rose et un autre bleu, réunis sous le même réflecteur. Ces deux tubes sont utilisés dans le but de rapprocher la composante lumineuse obtenue de la constitution de la lumière naturelle.

Nous avons enregistré la mort de deux tanches sur fond noir, mais cette mortalité n'est pas exceptionnelle comparée à celle qui fut constatée parmi les animaux de cette époque. En définitive, après 5 jours, 2 tanches sur fond noir et deux tanches sur fond blanc furent sacrifiées. Il en fut de même après 11 jours pour un animal pris dans chacun des bacs, et après 20 jours pour les deux animaux restants élevés sur fond blanc.

L'hypophyse et l'interrénal sont prélevés selon les méthodes habituelles. Les préparations histologiques des deux glandes sont comparées entre elles mais aussi avec celles des témoins de l'époque.

2 – RESULTATS

a. Pigmentation

La faible hauteur d'eau oblige les animaux à rester près du fond et favorise les modifications de la livrée. Quelle que soit la couleur du fond, l'effet pigmentaire est très marqué dans les deux cas, après 8 jours d'adaptation.

Après 5 jours sur fond blanc les tanches sont vert clair à jaune clair. Chez la tanche prélevée après 11 jours, la pigmentation est extrêmement pâle, et après 20 jours la dépigmentation est considérable et affecte avec une égale intensité même le dos des animaux, habituellement

toujours plus sombre.

Sur fond noir, les animaux sont vert très sombre après 5 jours et deviennent vraiment très foncés après 8 jours. La livrée pigmentaire n'est plus modifiée même au onzième jour.

b. Hypophyse

L'étude histologique de l'adénohypophyse montre de nombreuses similitudes entre les deux groupes d'animaux soumis à l'illumination permanente. Les cellules à prolactine sont dans tous les cas bien acidophiles et à noyau réduit. Les cellules corticotropes sont elles-mêmes peu actives, souvent étroites, bien granuleuses après hématoxyline au plomb et très violettes après coloration au T.C.H. Les cellules bleu alcian-positives de la pro-adénohypophyse (cellules Pro 3, CHAPITRE PREMIER) sont d'aspect habituel. Les cellules PAS-positives de la méta-adénohypophyse sont toutes manifestement au repos et présentent une faible acidophilie.

Bien que l'étude histophysiologique de la méso-adénohypophyse ne soit pas l'objet de ce travail, nous avons cependant constaté, chez les animaux des deux sexes, une nette réduction de la taille des noyaux des cellules basophiles de ce lobe.

Un seul type cellulaire de l'adénohypophyse apparaît radicalement différent entre les tanches en illumination permanente maintenues sur fond blanc et celles placées sur fond noir : celui des cellules HPb-positives méta-adénohypophysaires.

Sur fond blanc, ces cellules sont très réduites. Elles sont en effet petites, anguleuses et pratiquement vides de granules HPb-positifs chez tous les animaux. Le noyau est très sombre, petit et irrégulier. Le cytoplasme, quelque peu teinté par le colorant, présente un aspect curieusement vacuolisé (I, schéma 4).

Sur fond noir, les cellules de ce type sont nettement plus grandes que sur fond blanc et adoptent des formes renflées, fréquemment en fuseau. Autre différence, elles présentent après 5 jours une forte charge de granules HPb-positifs, bien distincts dans le cytoplasme intensément mais finement vacuolisé. Le noyau lui-même est plus gros, mais surtout régulièrement arrondi, bien clair et nucléolé. Cette stimulation de l'activité cellulaire est parfois plus nette pour les cellules placées en bordure antérieure de la méta-adénohypophyse.

Après 11 jours, les cellules perdent leur granulation et le noyau semble moins actif.

c. L'interrénal

L'aspect histologique de l'état d'activité de l'interrénal n'est pas différent entre les animaux expérimentés sur fond blanc et ceux placés sur fond noir. Il est également sensiblement le même que chez les témoins du même mois. Ces observations sont confirmées par la méthode caryométrique utilisée pour les autres séries expérimentales, dont les résultats ont été rapportés dans ce travail.

III — COMPARAISON DES MODIFICATIONS NATURELLES ET EXPERIMENTALES DES CELLULES MELANOTROPES

1 — TANCHES TEMOINS DE AOÛT EN SEPTEMBRE

Deux états morphologiques des cellules HPb-positives méta-adénohypophysaires sont repérables parmi les différentes tanches non expérimentées de cette époque de l'année. Tous deux correspondent à des cellules petites, anguleuses, étoilées à fusiformes, dont les noyaux globuleux et bien cerclés sont clairs mais dépourvus de nucléoles. Le type d'activité 1 est peu granulé, tandis que le type 2 bien chargé semble correspondre à un niveau d'activité supérieur (1 à 2, schéma 4 et pl. XI). Leur diamètre nucléaire moyen est de l'ordre de $3,72 \pm 0,03 \mu\text{m}$.

2 — TANCHES TEMOINS DE MAI

Nous avons déjà eu l'occasion de mentionner la forte stimulation de ces grosses cellules marquées dans la méta-adénohypophyse par l'hématoxyline au plomb, chez les diverses tanches sacrifiées durant ce mois (CHAPITRE QUATRIEME). Nous avons observé et pris en considération l'état d'activité de ces cellules, même chez des animaux traités, mais dont le traitement n'affecte pas la pigmentation et ne retentit pas sur les cellules mélanotropes, lesquelles ne présentent donc pas d'aspect absolument uniforme.

Trois types morphologiques, qui traduisent une activité cellulaire croissante, peuvent être distingués. Ils ont été numérotés de 3 à 5 (schéma 4).

Le type 3 est le plus couramment représenté parmi

les animaux fort sombres de cette époque. Les cellules sont grandes, et leur cytoplasme à charge granulaire réduite renferme, en outre, un grand nombre de vacuoles de tailles variables. Le noyau est bien clair et possède un gros nucléole. Son diamètre moyen a été déterminé chez deux tanches, à partir des dimensions du grand et du petit axe de cent noyaux pour chacune : les valeurs calculées sont $4,29 \pm 0,03 \mu\text{m}$ et $4,36 \pm 0,03 \mu\text{m}$.

Le type d'activité 4 a été rencontré chez deux animaux particulièrement sombres. L'un recevant une injection de Ringer, l'autre placé en eau de mer diluée. Il a été montré que les deux traitements n'affectent ni la livrée pigmentaire, ni les cellules mélanotropes. Ces cellules apparaissent plus intensément vacuolisées et les granules HPb-positifs plus petits s'alignent dans les trabécules hyaloplasmiques. Le noyau est encore plus hypertrophié et son diamètre moyen est de $4,78 \pm 0,03 \mu\text{m}$ (fig. 4, pl. XI).

La vacuolisation est plus ou moins importante chez les divers animaux, mais l'un d'entre eux présente des figures tout à fait caractéristiques, que nous avons classées dans un cinquième type d'activation. Les schémas a, b, c, rapportés sur le schéma 4 correspondent à des aspects cellulaires coexistant dans la même méta-adénohypophyse. En même temps que les vacuoles deviennent de plus en plus grandes, le noyau entre dans une phase de régression parfois stupéfiante. Il s'assombrit et se réduit quelquefois très fortement, tandis que un ou deux nucléoles atteignent, à l'inverse, des tailles considérables. L'aspect du noyau peut être alors tout à fait monstrueux. Le cytoplasme est pratiquement entièrement dégranulé et présente parfois des gouttelettes acidophiles de nature non définie (fig. 6, pl. XI).

3 — ETAT PIGMENTAIRE PROVOQUE ET ECHELLE D'ACTIVITE DES CELLULES MELANOTROPES

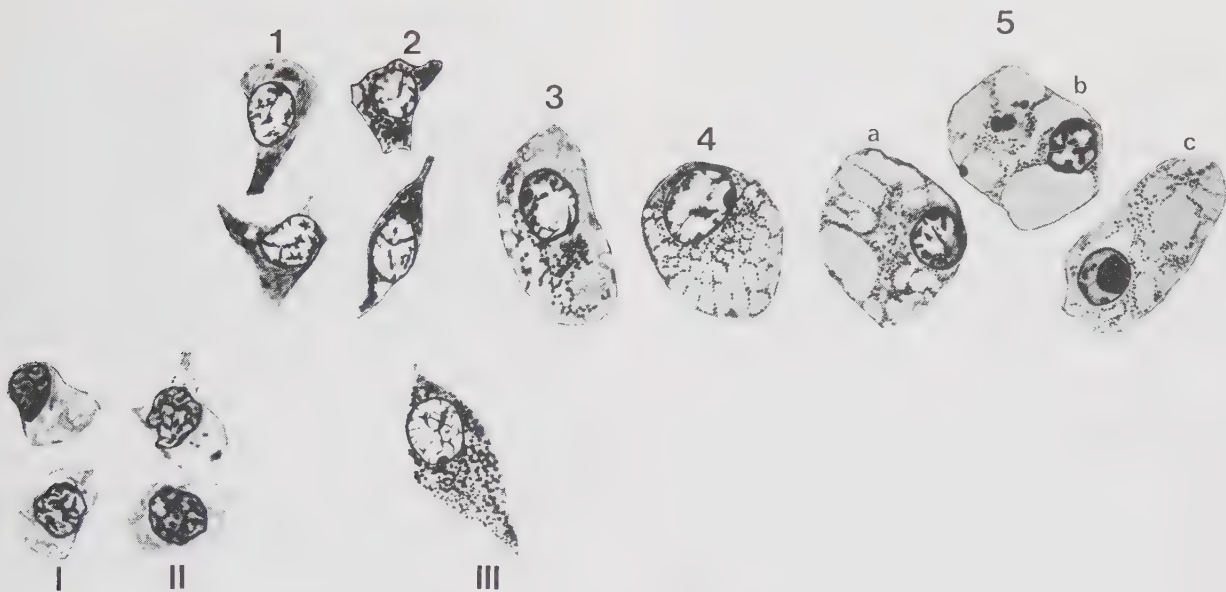
Les cellules mélanotropes, très réduites après illumination permanente sur fond blanc, sont moins actives que chez les témoins d'août les moins pigmentés. Elles adoptent donc un état morphologique inférieur à celui qui correspond au type d'activité 1 que nous avons rencontré.

Sur fond noir, l'illumination directe qui provoque une forte mélanodispersion retentit sur la taille des cellules à MSH. La taille nucléaire également permet de les ranger dans un niveau d'activité intermédiaire entre

les types d'activité 2 et 3. Cependant, la charge en granules après 5 jours demeure aussi forte, voire plus forte, compte tenu des dimensions cellulaires, que celle du type 2. La stimulation de la synthèse des granules semble donc prépondérante dans ce cas, alors que, dans

le type 3, la décharge des produits hormonaux semble particulièrement active. Mais cette stimulation est provisoire car chez un animal, après 11 jours sur fond noir, la cellule est dégranulée, sans vacuolisation et les noyaux sont plus petits.

MODIFICATIONS DES CELLULES DE TYPE 1 DE LA METAADENOHYPOPHYSE ET LEUR CORRELATION
AVEC LA PIGMENTATION DE LA TANCHE
(d'après coloration à l'hématoxyline au plomb)



- rangée supérieure, état pigmentaire spontané:
1: PALE 2: JAUNE 3: VERT 4: NOIR 5: VERT
— rangée inférieure, modifications expérimentales de la pigmentation
I: éclaircissement permanent sur fond blanc: TRES PALE
II: maintien en eau distillée: TRES PALE
III: éclaircissement permanent sur fond noir: VERT SOMBRE

IV – DISCUSSION

La fonction mélanotrope des cellules HPb-positives a été mise en évidence par la corrélation exclusive entre leur état d'activité et la pigmentation générale des tanches. Son étude chez des animaux sacrifiés à deux saisons différentes permet de supposer l'existence d'un cycle naturel d'activité qui mérite naturellement une étude plus complète.

La pâleur provoquée par la lumière réfléchiée sur fond blanc provoque la forte réduction de ces éléments cellulaires. Inversement, leur stimulation est obtenue après séjour en lumière directe sur fond noir. Ces résul-

tats entraînent un certain nombre de remarques. La première est que ce sont bien les cellules HPb-positives qui sont modifiées parmi les cellules méta-adénohypophysaires, ce qui s'oppose à divers résultats de BAKER (1963) ou KNOWLES et VOLLRATH (1966 I). En second lieu, il est notable que, bien que le noircissement de la livrée soit maximal sur fond noir, les cellules n'atteignent jamais la taille, ni ne présentent le même aspect dégranulé que chez les animaux de mai naturellement très sombres. La décharge, particulièrement active dans le dernier cas, contraste avec celle des animaux expérimentés qui reste, semble-t-il, assez faible

alors que la synthèse granulaire est forte au moins au cours des cinq premiers jours.

Ceci entraîne que la mélanogénèse et/ou la mélanodispersion particulièrement actives en mai soient déclanchées par des mécanismes différents de ceux que nous avons mis en jeu par provocation de l'adaptation pigmentaire à l'environnement. En effet, le protocole expérimental utilisé a modifié la pigmentation par effet nerveux direct sur l'effecteur. L'illumination affecte également les cellules à interméline, vraisemblablement par l'intermédiaire de fibres abondantes dans le lobe neuro-intermédiaire (VOLLTRATH, 1967) et relayées au niveau de l'hypothalamus. Il est peu probable que ces cellules sécrètent de grandes quantités d'interméline dans l'adaptation sur fond noir, et la mélanodispersion peut alors être considérée comme "paralytique" (RIPPLINGER et coll. 1952).

Par contre, les modifications naturelles de la cyto-logie de ces éléments hypophysaires des tanches de mai

sont tout à fait comparables à celles qui sont provoquées par traitement réserpinique chez l'Anguille, au niveau de cellules analogues, HPb-positives, dans le lobe intermédiaire (OLIVEREAU, 1972 b). Dans les deux cas, l'hypertrophie cellulaire et nucléaire, la dégranulation progressive et la vacuolisation croissante (correspondant au développement du reticulum endoplasmique, OLIVEREAU, 1972 b) ont été en effet observées. Cette étroite analogie suggère qu'il peut se produire, chez la Tanche, une levée saisonnière d'un facteur interméline-inhibiteur de nature aminergique.

Un effet corticostimulant de la MSH a été invoqué pour expliquer l'hyperactivité de l'interrénal de certaines tanches, indépendamment de l'effet général du traitement (CHAPITRE CINQUIEME). Les résultats rapportés ici ne permettent pas de confirmer ni d'infirmer cette hypothèse. L'interrénal n'est pas modifié au cours des diverses adaptations chromatiques provoquées, mais, comme nous l'avons vu, l'hypersecretion de MSH ne s'obtient pas à la suite d'un tel protocole expérimental.

CHAPITRE SEPTIEME

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION

I — RESUME CHRONOLOGIQUE DES RESULTATS

L'objet principal de ce travail a été de déterminer, sans ambiguïté, l'origine cellulaire de la corticotropine, parmi les divers types de cellules de l'adénohypophyse de la Tanche. A un type morphologique de cellules, déterminé surtout par ses affinités tinctoriales, correspond l'élaboration d'une hormone particulière (HERLANT, 1962). Les cellules élaboratrices de la stimuline ont donc été recherchées par la caractérisation des modifications qu'elles subissent sous l'effet de diverses altérations expérimentales de l'axe hypophyse-interrénal, et qui sont mises en corrélation avec celles de la glande cible.

Le traitement des tanches par la métopirone, inhibiteur de la synthèse des 11-hydroxystéroïdes, provoque une levée de l'effet rétro-inhibiteur des corticostéroïdes sur les cellules corticotropes, et une forte libération de corticostimuline, comme l'atteste l'hypertrophie des cellules de l'interrénal et leur active division. Ce traitement modifie cependant plusieurs types cellulaires de la pro- et de la méta-adénohypophyse que l'on a définis dans chacun de ces lobes, au cours d'une étude préliminaire, comme acidophiles pour les uns, et colorables par l'hématoxyline au plomb pour les autres. Les cellules hématoxyline au plomb-positives sont fortement hypertrophiées et dégranulées dans la pro-adénohypophyse, sous l'effet du cortico-inhibiteur ; ce qui apparaît en faveur de leur fonction corticotrope. Pourtant, les cellules également HPb-positives de la méta-adénohypophyse sont quelque peu stimulées chez ces animaux, tandis que la pigmentation s'assombrit. Les cellules acidophiles de la pro-adénohypophyse semblent également stimulées si l'on s'en réfère à la sensible augmentation de la taille de leur noyau. Par contre, un effet magistral est observé pour les cellules acidophiles, ou faiblement PAS-positives, de la méta-adénohypophyse, qui sont véritablement hyperactives après le traitement. Nous avons donc été amené à formuler une interprétation des mécanismes qui ont déclenché la réaction des divers types cellulaires, avec celles des

cellules corticotropes. Cette hypothèse a guidé le choix de protocoles expérimentaux qui ont permis de rechercher quel est effectivement le type cellulaire modifiable de façon élective par une perturbation des corrélations hypophyso-interréaliennes, mais aussi de préciser, sinon de définir, la signification fonctionnelle des autres types que la métopirone modifie indirectement.

Le traitement des Tanches par un puissant corticostéroïde de synthèse, la dexaméthasone, a permis d'obtenir la nette régression des cellules HPb-positives de la pro-adénohypophyse à l'exclusion de toute autre catégorie cellulaire. Ces cellules électivement modifiées apparaissent donc bien comme élaboratrices de corticotropine.

L'intervention des élaborations hormonales des cellules acidophiles de la pro-adénohypophyse dans les mécanismes d'adaptation physiologique au milieu ambiant hypo-minéral est mise en évidence par la stimulation de ce type cellulaire en eau distillée et, de façon corollaire, par sa mise au repos en eau de mer diluée. Cette réactivité permet à l'heure actuelle de considérer ces cellules comme prolactiniques.

Les cellules acidophiles de la méta-adénohypophyse suivent également ce mode de réaction à la teneur saline du milieu et apparaissent donc impliquées également dans la régulation minérale par voie endocrine.

L'interrénal lui-même est stimulé par le séjour des tanches en eau faiblement minéralisée et, inversement, mis au repos en eau de mer diluée sous la commande des cellules corticotropes. Ce résultat est extrêmement important dans ce travail, car il confirme l'hypothèse que la suppression par la métopirone des 11-OH-corticostéroïdes circulants, dont en particulier le cortisol, entraîne un déséquilibre osmotique suffisamment important pour stimuler par voie réflexe d'autres systèmes endocriniens qui concourent à préserver l'homéostasie hydro-minérale. La prolactine réduit principalement, en effet, le flux sortant branchial des minéraux (cf. MAYER, 1970). Par contre, l'action physiologique

de l'hormone fabriquée dans la méta-adénohypophyse par les cellules acidophiles reste à déterminer dans le cadre de cette adaptation (OLIVEREAU et BALL, 1970).

La stimulation des cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse sous l'effet de la métopirone ne peut cependant être ramenée à ce déterminisme. Divers arguments plaident en faveur de leur nature mélanotrope. Nous avons donc modifié la couleur de la livrée des tanches par induction expérimentale de l'adaptation chromatique, et recherché la corrélation du degré d'activité glandulaire de ces cellules avec l'intensité de la pigmentation globale de la peau.

Ainsi, les divers résultats, expérimentaux ou fournis par l'étude des tanches sacrifiées à deux périodes de l'année, ont-ils permis d'apporter une **contribution à la connaissance de la signification fonctionnelle de la pro- et de la méta-adénohypophyse de la Tanche par la recherche des corrélations hypophyso-interréaliennes et hypophyso-pigmentaires.**

On concevra que l'appréciation de la pigmentation et celle du niveau d'activité glandulaire de l'interréal aient été systématiquement rapportées chez tous les animaux expérimentés ou non.

II — DISCUSSION

Nous nous proposons de confronter ici les effets des divers traitements sur chaque type cellulaire modifié de l'adénohypophyse, en regard des modifications pigmentaires, ou de l'activité interrénaliennne, afin de discuter certains aspects des mécanismes de divers systèmes régulateurs endocriniens.

1 — Les cellules corticotropes

Elles sont mises en évidence par leur hypertrophie après action de la métopirone, leur réduction par la dexaméthasone et leur étroit parallélisme d'activité dans toutes les circonstances expérimentales et même chez les tanches non-traitées, avec les cellules interrénaliennes, bien caractérisées dans les manchons épithéliaux péri-veineux du rein céphalique.

Ces cellules sont stimulées par le séjour en eau distillée et mises au repos en eau de mer diluée. Les stéroïdes interrénaliens semblent donc capables de favoriser l'adaptation au milieu hypominéral, et on suppose que, comme dans le cas de diverses autres

espèces en eau douce, le cortisol stimule un système branchial d'absorption ionique active (cf. MAETZ, 1969). La suppression des principales hormones interrénaliennes par l'inhibition de leur synthèse pourrait entraîner le ralentissement de l'absorption minérale, comme c'est le cas chez l'Anguille traitée par la métopirone (SU 48 85) (HENDERSON et CHESTER JONES, 1967). Les pertes passives provoquent dans ce dernier cas un déséquilibre osmotique du plasma, particulièrement net lorsque l'axe hypophyso-interrénalien est complètement inhibé par un traitement simultané par la métopirone et la dexaméthasone (CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN, 1967). Chez la Tanche traitée par la métopirone, ce déséquilibre est attesté par la stimulation des cellules acidophiles de la pro- et de la méta-adénohypophyse. La synthèse de la désoxy-corticostérone, qui a été rencontrée dans divers incubats d'interréal, en présence (BUTLER, 1965 ; SANDOR, LANTHIER, HENDERSON et CHESTER JONES, 1967) ou en absence de précurseurs stéroïdiens exogènes (WEISBART et IDLER, 1971 ; CHAVIN et SINGLEY, 1972), n'est pas inhibée par la métopirone dont l'action porte principalement sur la 11 β -hydroxylation. Cette hormone, si elle existe chez la Tanche, ne semble pas cependant capable d'exercer d'effet freinateur sur les cellules corticotropes, ni de rétablir l'équilibre minéral.

Le traitement à la dexaméthasone équivaut à une hypophysectomie vis à vis de la fonction corticotrope ; corrélativement l'interréal lui-même est très hypo-actif. On n'observe pas cependant de réaction des cellules acidophiles pro- et méta-adénohypophysaires, consécutivement à l'hypo-fonctionnement de l'interréal, comme dans le cas où, par l'action spécifique de la métopirone, les 11 hydroxy-corticostéroïdes sont manquants. Il est donc permis de supposer que l'homéostasie hydro-minérale est maintenue, soit par une sécrétion interrénaliennne basale, soit par la dexaméthasone elle-même, dont l'action sur les transports minéraux lui permettrait de se substituer aux corticostéroïdes naturels dans de tels mécanismes. Il est toutefois notable que l'administration chronique de dexaméthasone qui manifeste des effets minéralo-rétenseurs chez les Vertébrés Supérieurs (cf. TEPPERMAN, 1968) ne semble pas, s'ils se produisent chez la Tanche, devoir augmenter considérablement l'absorption active des ions et élever l'osmolarité plasmatique de façon à réduire l'activité des cellules acidophiles pro- et méta-adénohypophysaires de la Tanche. D'ailleurs, la bétaméthasone, chez l'Anguille traitée simultanément par la métopirone, n'est pas

capable de ralentir la chute du sodium plasmatique (CHAN, CHESTER JONES, HENDERSON et RANKIN, 1967), ni de restaurer le flux d'absorption sodique branchial (HENDERSON et CHESTER JONES, 1967).

Les tanches de fin août et celles d'avril présentent des aspects d'activation des cellules corticotropes et de l'interrénal très différents. Une forte activation de l'axe hypophyso-interrénalien est manifeste chez les animaux de printemps, comparativement à ceux de l'hiver, comme l'illustrent les valeurs relatives de la surface nucléaire de leur interrénal.

OLIVEREAU (1970 a) a décrit chez la Tanche un développement plus important des cellules HPb-positives rostrales et de l'interrénal chez des individus de 235 à 400 g que chez des sujets de 12 à 27 g. La maturation génitale semble également responsable de l'hyperactivation de l'interrénal de divers Téléostéens. Ainsi, chez *Gambusia sp.*, les noyaux des cellules interrénaliennes augmentent progressivement de taille au cours de la période de repos sexuel, puis subissent de nombreuses mitoses au début de la vitellogénèse (CHAMBOLLE, 1967 ; 1970). Le synchronisme de l'activation de l'interrénal et du développement ovarien a été également souligné chez un *Cyprinidae* (YARON, 1970). Par ailleurs, l'hyperplasie de l'interrénal de *Onchorhynchus nerka* mâle se produit en période de maturation sexuelle, en captivité comme en phase migratoire (McBRIDE et VAN OVERBEEKE, 1969 b). Chez ce Saumon, la gonadectomie prévient ou réduit la stimulation de l'interrénal, selon qu'elle est pratiquée avant ou pendant cette période sexuelle, mais ne semble affecter les cellules corticotropes que de façon mineure, et postérieurement à son effet sur la glande cible (McBRIDE et VAN OVERBEEKE, 1969 a). La glande interstitielle est responsable de cette activation, car l'administration de divers androgènes stimule le taux de sécrétion cortisolique chez cette espèce (FAGERLUND et DONALDSON, 1969).

La taille à laquelle les tanches atteignent leur maturation sexuelle a été débattue de façon contradictoire. Il a pu être affirmé que les tanches ne se reproduisent pas avant d'atteindre la taille de 25 cm (longueur standard qui doit être multipliée par 1,2 pour obtenir la longueur totale, nageoire caudale incluse), vraisemblablement dans le but de prévenir la capture des jeunes animaux matures de cette espèce relativement peu prolifique, en milieu naturel, par rapport aux autres Cyprinidés en présence. Inversement, SCHAPERCLAUS

(1961) mentionne que la tanche femelle, élevée jusqu'à 9 cm seulement, peut déjà se reproduire. Dans les eaux irlandaises, la tanche atteint sa maturité sexuelle à la taille de 12,5 à 13 cm hors-tout ; elle est alors âgée de 3 ans, comme l'atteste l'étude des zones d'arrêt de croissance des écailles réalisée par KENNEDY et FITZMAURICE (1970). Il semble pourtant que, dans ce dernier cas, en raison des conditions climatiques particulières, la croissance soit plus lente dans les premières années de la vie que sur le Continent européen. Les auteurs ont donc minutieusement étudié les corrélations longueur-poids avec l'âge et les comparent avec celles des représentants de l'espèce, vivant dans les eaux continentales.

En reportant à ces résultats la longueur des animaux utilisés au cours de nos expériences, il ressort que, à l'exception de 3 d'entre eux d'une longueur inférieure à 20 cm et n'atteignant pas 95 g, tous les autres sont suffisamment gros pour qu'on puisse estimer qu'ils sont à la fin de leur troisième saison de croissance et peuvent donc bien être considérés comme des reproducteurs.

Le frai de la Tanche se déroule dans les eaux françaises de mai à juin, voire jusqu'en juillet (BOUR-GEOS, 1962). Cette variabilité semble due au retard éventuel des conditions météorologiques favorables (KENNEDY et FITZMAURICE, 1970). Nos tanches sacrifiées en mai étaient donc des adultes en pleine période ou au début de la période d'activité sexuelle, le temps du deuxième trimestre 1972 ayant été défavorable.

Il est donc vraisemblable, dans ces conditions, que la stimulation de l'axe hypophyso-interrénalien chez les tanches de mai ait pour cause l'hyperfonctionnement de la gonade endocrine. Ces glandes n'ont cependant pas été prélevées. Par contre, les cellules du type 2 de la méso-adénohypophyse (CHAPITRE PREMIER) sont très basophiles chez les tanches d'août. Leurs noyaux sont petits et sombres et elles présentent fréquemment une ou plusieurs grosses vacuoles cytoplasmiques ; ce qui est généralement considéré comme un signe d'hypoactivité pour les cellules gonadotropes (ROBERTSON et WEXLER, 1962 a et b ; OLIVEREAU, 1967 a ; MATTEIJ, 1970). Inversement, ces cellules sont bien actives chez les animaux de mai : elles présentent un aspect écumeux, des granulations mieux distinctes et des noyaux considérablement hypertrophiés.

2 — Les cellules à prolactine

Les cellules acidophiles pro-adénohypophysaires sont stimulées en milieu très hypotonique. Cette réactivité fonctionnelle, comme leur localisation antérieure dans la pituitaire (OLSSON, 1968), permettent de les considérer comme prolactiniques.

L'intense sécrétion du mucus cutané et branchial des tanches placées en eau distillée peut être reliée à une importante libération de prolactine. Cette hormone, en effet, augmente intensément le fonctionnement sécrétoire et la quantité des cellules muqueuses de divers Téléostéens (BLUM et FIEDLER, 1965 ; OGAWA et JOHANSEN, 1967 ; LEATHERLAND et LAM, 1969 ; MATTHEIJ et SPRANGERS, 1969 ; OGAWA, 1970 ; LEMOINE, 1972).

Ces cellules à prolactine sont également stimulées lors de la déperdition minérale provoquée par la métopirone. Les tanches ont bien toléré le traitement au cours des 8 jours d'expérimentation. Le déficit de la balance ionique est certainement moins rapide dans ce cas que chez les tanches maintenues en eau distillée, dont la survie n'excède pas 4 jours. D'ailleurs, on ne constate pas de sécrétion muqueuse particulièrement importante.

3 — Les cellules acidophiles de la méta-adénohypophyse

Dégranulées et munies d'un noyau hypertrophique, ces cellules sont très actives en eau distillée. Leur décharge est inhibée en eau de mer diluée car elles présentent alors une forte acidophilie. Leur activité sécrétoire est diminuée car les noyaux et les nucléoles sont réduits. La métopirone provoque une forte activation de ce type cellulaire alors que la dexaméthasone est sans effet. Il faut toutefois signaler que l'activité de ces cellules subit des variations individuelles parmi les animaux élevés dans les mêmes conditions. De plus, l'estimation de leur niveau d'activité glandulaire est rendue difficile en raison de son hétérogénéité dans le lobe hypophysaire : les cellules antérieures, au voisinage immédiat de la méso-adénohypophyse, sont toujours plus actives que celles qui sont dans la zone postérieure, très interpénétrée par la neurohypophyse. Cette simple observation suggère que cette catégorie de cellules pourrait subir un contrôle hypothalamique inhibiteur.

4 — Les cellules mélanotropes

La fonction mélano-stimulante a été attribuée aux

cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse en raison du parallélisme existant, en règle générale, entre leur activité sécrétoire et le noircissement de la pigmentation.

Ces cellules subissent des modifications saisonnières considérables. Elles sont petites, anguleuses, et plus ou moins chargées de grains colorables par l'hématoxiline au plomb chez les tanches d'août. Par contre, chez les animaux de mai, elles sont remarquablement plus grandes et globuleuses. Elles subissent une intense vacuolisation et possèdent des noyaux clairs notablement plus gros. Le synchronisme de l'intensité des sécrétions de corticotropine et d'hormone mélanotrope est donc frappant chez les tanches prises à ces deux saisons différentes. L'étude du cycle endocrinien sur une année entière serait donc des plus souhaitables.

Ces modifications fonctionnelles simultanées sont bien connues chez les Vertébrés Supérieurs (CARLON, STAHL et DE LANVERIN, 1970), et en particulier chez l'Homme atteint de la maladie bronzée d'Addison. ABE et coll. (1969) ont montré que les sécrétions d'ACTH et de MSH pourraient être contrôlées par un même facteur hypothalamique, car la dexaméthasone réduit à la fois l'activité corticale surrénalienne et le taux de mélanotropine plasmatique. Ainsi pourrait être expliquée la stimulation des cellules mélanotropes chez la Tanche soumise à la métopirone. Contrairement à l'effet du cortisol chez l'Anguille (OLIVEREAU, 1972 a), la dexaméthasone ne modifie pas la pigmentation ni ne réduit la haute activité des cellules mélanotropes des tanches de mai. Chez un animal traité par le corticostéroïde de synthèse, les cellules à MSH présentent de curieux aspects de régression qui ont été représentés à la page 89 en 5, a.b.c. et décrits par ailleurs. Ces figures étant exceptionnelles parmi les animaux traités, nous n'avons pas cru bon de les relier à un effet inhibiteur du stéroïde. Elles correspondent probablement, au contraire, à une dégénérescence due à un hyperfonctionnement antérieur.

Après adaptation pigmentaire, provoquée en éclairant les animaux sur fond noir, la stimulation des cellules mélanotropes n'apparaît plus en corrélation avec l'intensité de la pigmentation. En effet, la commande de la mélanocinèse se fait essentiellement par voie nerveuse dans ces mécanismes d'adaptation chromatique à l'environnement.

L'aspect des cellules mélanotropes des tanches soumises à l'eau distillée est vraiment très analogue à

celui qu'elles affectent après illumination sur fond blanc. Le mécanisme du pâlissement dans le second cas est commandé par le réflexe nerveux d'adaptation pigmentaire, dont les fibres effectrices terminales établissent probablement des contacts synaptiques avec le mélanophore. Dans le cas de l'animal placé en eau distillée, par contre, le fond est neutre et l'illumination moyenne. On peut émettre l'hypothèse que l'effet pigmentaire est obtenu par synthèse et libération massive des catécholamines sympathico-mimétiques, dont les effets mélanogrégateurs sont connus (FUJII, 1961 ; SCHELIN, 1963 ; FUJII et TAGUCHI, 1969). Naturellement, ces effets sur l'hypophyse et sur les chromatophores doivent être comparés à ceux provoqués par des injections à doses physiologiques des hormones médullaires, en observant non seulement la pigmentation globale, mais de façon plus précise, le niveau de dispersion ou d'aggrégation des granules mélaniques dans les chromatophores. En outre, une étude histophysiologique des cellules réductrices, dites "chromaffines", du rein céphalique des animaux maintenus en milieu pauvrement minéralisé, mériterait d'être entreprise, spécialement après coloration à l'hématoxyline de Ehrlich, pour savoir si le traitement a provoqué la stimulation de l'un ou l'autre type de cellules.

Enfin, l'hypothèse a été émise que les cellules HPb-positives méta-adénohypophysaires pouvaient avoir un effet corticotrope. En effet, l'interrénal est plus actif chez certains animaux très sombres, aux cellules mélanotropes particulièrement actives, alors que, dans tous les cas, les cellules corticotropes sont bien stimulées mais de façon identique. Cet effet, s'il est considéré parfois comme mineur (CHAVIN, 1959 ; FONTAINE-BERTRAND, DAVEAU-VAUTIER et FONTAINE, 1969), nous a semblé assez net chez la Tanche.

III – CONCLUSION

Cette étude a permis d'apporter une contribution à la connaissance de l'interrénal de la Tanche ainsi que de la signification fonctionnelle de quelques catégories cellulaires de son adénohypophyse.

Dans la **pro-adénohypophyse**, trois types cellulaires sont décrits et la signification physiologique de deux d'entre eux est déterminée expérimentalement :

- dans le contexte de l'effet de la prolactine sur le maintien de l'équilibre minéral, les réactions morphologiques des cellules érythrosinophiles aux modifications de la salinité ambiante les désignent comme élaboratrices de cette hormone.

- d'autre part, on peut conclure que les cellules HPb-positives fabriquent une hormone corticotrope, comme l'atteste leur fonctionnement lors des perturbations expérimentales de l'axe hypophyso-interrénalien. Divers résultats d'ordre immunologiques que nous avons obtenu récemment (à paraître) sont concordants à cet égard.

Dans la **méta-adénohypophyse**, les deux types de cellules sont décrits et étudiés dans diverses conditions naturelles ou expérimentales :

- une corrélation souvent étroite entre le niveau d'activité sécrétoire des cellules HPb-positives et l'état de la pigmentation des animaux plaide en faveur de l'élaboration, par ces cellules, d'une hormone de type mélanotrope.

- les cellules acidophiles, qui réagissent fortement à la déminéralisation, pourraient sécréter une hormone importante dans le jeu des mécanismes osmorégulateurs endocriniens mais de nature inconnue.

Ces résultats démontrent l'existence d'axes hypophyso-cortical et hypophyso-pigmentaire. De plus, la possibilité de l'existence de divers mécanismes physiologiques a été évoquée. Il s'agit essentiellement du rôle des hormones interrénaliennes dans l'osmorégulation, de l'effet de la maturation génitale sur le fonctionnement de l'interrénal, de l'effet mélanogrégateur des hormones médullaires, enfin, de l'effet corticotrope résultant d'une intense activité des cellules méta-adénohypophysaires considérées comme mélanotropes.

D'autres investigations seront nécessaires pour vérifier ces mécanismes et, éventuellement, en préciser les modalités.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT F.S., 1968 : The effects of certain drugs and biogenic substances on the melanophores of *Fundulus heteroclitus* L. Can. J. Zool., **46**, 1149-1161.
- ABBOTT F.S., 1970 : The response of melanophores in isolated scales of *Fundulus heteroclitus* to melanophore-stimulating hormone (MSH). Can. J. Zool., **48**, 581-584.
- ABBOTT F.S. et M.B. FAVREAU, 1971 : The effect of hypophysectomy on physiological color change in *Fundulus heteroclitus*. Can. J. Zool., **49**, 129-131.
- ABE K., W.E. NICHOLSON, G.W. LIDDLE, D.N. ORTH et D.P. ISLAND, 1969 : Normal and abnormal regulation of β -MSH in man. J. Clin. Invest., **48**, 1580-1585.
- ABRAHAM M., A. YASHOUV et N. BLANC, 1967 : Induction expérimentale de la ponte chez *Mugil capito* confiné en eau douce. C.R. Acad. Sci., **265**, 818-821.
- ABRAMOWITZ A.A., 1937 : The opercular approach to the pituitary. Science, **85**, 609.
- AHSAN S.N., 1966 : Effects of gonadotropic hormones on male hypophysectomized lake chub, *Couesius plumbeus*. Can. J. Zool., **44**, 703-717.
- ALER G.M., 1970 : Prolactin cells : study of the pituitary gland of the roach (*Leuciscus rutilus*) by immuno-histochemical methods. Acta Zool., **51**, 149-157.
- ALER G.M., 1971 a : The study of prolactin in the pituitary gland of the Atlantic eel (*Anguilla anguilla*) and the Atlantic salmon (*Salmo salar*) by immunofluorescence technique. Acta Zool., **52**, 145-156.
- ALER G.M., 1971 b : Prolactin-producing cells in *Clupea harengus membras*, *Polypterus palmas* and *Calamoichthys calabaricus* studies by immuno-histochemical methods. Acta. Zool., **52**, 275-286.
- AOKI K. et H. UEMURA, 1970 : Cell types in the pituitary of the medaka, *Oryzias latipes*. Endocrinol. Japonica, **17**, 45-55.
- ARAI R., H. TAJIMA et B. TAMAOKI, 1969 : *In vitro* transformation of steroids by the head kidney and corpuscles of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Gen. comp. Endocrinol., **12**, 99-109.
- ARVY L., M. FONTAINE et M. GABE, 1954 : Action des solutions salines hypertoniques sur le système hypothalamo-hypophysaire chez *Phoxinus laevis* Agass. et chez *Anguilla anguilla* L. C.R. Soc. Biol., **143**, 1759-1761.
- ARVY L. et M. GABE, 1954 : Modifications du système hypothalamo-hypophysaire chez *Callionymus lyra* L. et *Ammodytes lanceolatus* Les. au cours des variations de l'équilibre osmotique. C.R. Ass. Anat., **41**, 843-849.
- ATZ E.H., 1953 : Experimental differentiation of basophil cell types in the transitional lobe of the pituitary of a teleost fish, *Astyanax mexicanus*. Bull. Bingham. Ocean. Coll., **12**, 94-116.
- BAECKER R., 1928 : Über die Nebenniere der Teleostier. Z. mikrosk. -anat. Forsch., **15**, 204-273.
- BAKER B.I., 1963 : Effect of adaptation to black and white backgrounds on the teleost pituitary. Nature, **198**, 404.
- BAKER B.I., 1964 : Pituitary-Thyroid relationship during development in the teleost *Herichthys cyanoguttatus* : a histophysiologic study. Gen. comp. Endocrinol., **4**, 164-175.
- BAKER B.I., 1967 : Sécrétion de l'hormone mélanostimulante par l'hypophyse de poisson "in vitro". Extrait de la Biol. Méd., **56**, 351-358.
- BAKER B.I., 1972 : The cellular source of melanocyte-stimulating hormone in *Anguilla* pituitary. Gen. comp. Endocrinol., **19**, 515-529.
- BALFOUR F.M., 1878 : A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London, Mac Millan and Co.
- BALFOUR F.M., 1882 : On the nature of the organ in adult teleosts and ganoids which is usually regarded as the head kidney or pronephros. Quart. J. micr. Sci., **22**, 12-16.

- BALL J.N., 1965 a : A regenerated pituitary remnant in a hypophysectomized killifish (*Fundulus heteroclitus*) : further evidence for the cellular source of the teleostean prolactin-like hormone. Gen. comp. Endocrinol., **5**, 181-185.
- BALL J.N., 1965 b : Partial hypophysectomy in the teleost *Poecilia* : separate identities of teleostean growth hormone and teleostean prolactin-like hormone. Gen. comp. Endocrinol., **5**, 651-661.
- BALL J.N., 1965 c : Effects of autotransplantation of different regions of the pituitary gland on freshwater survival in the teleost *Poecilia latipinna*. J. Endocrinol., **33**, V-VI.
- BALL J.N., et D.M. ENSOR, 1965 : Effects of prolactin on plasma sodium in the teleost *Poecilia latipinna*. J. Endocrinol., **32**, 269-270.
- BALL J.N. et D.M. ENSOR, 1967 : Specific action of prolactin on plasma sodium levels in hypophysectomized *Poecilia latipinna* (Teleostei). Gen. comp. Endocrinol., **8**, 432-440.
- BALL J.N. et D.M. ENSOR, 1969 : Aspect of action of prolactin on sodium metabolism in Cyprinodont fishes. in "La spécificité zoologique des hormones hypophysaires et de leurs activités". Coll. Int. du C.N.R.S., **177**, 215-224.
- BALL J.N. et K.D. KALLMAN, 1962 : Fonctionnal pituitary transplants in the all-female gynogenetic teleost, *Mollienesia formosa* (Girard). Amer. Zoologist, **2**, 389.
- BALL J.N. et M. OLIVEREAU, 1964 : Rôle de la prolactine dans la survie en eau douce de *Poecilia latipinna* hypophysectomisé et arguments en faveur de sa synthèse par les cellules érythrocytaires et de l'hypophyse des Téléostéens. C.R. Acad. Sci., **259**, 1443-1446.
- BALL J.N. et M. OLIVEREAU, 1965 : Pituitary autotransplants and freshwater adaptation in the teleost *Poecilia latipinna*. Ann. Zool., **5**, 232-233.
- BALL J.N. et M. OLIVEREAU, 1966 : Identification of ACTH cells in the pituitary of two teleosts, *Poecilia latipinna* and *Anguilla anguilla* : correlated changes in the interrenal and the pars distalis resulting from administration of metopirone (SU 48 85). Gen. comp. Endocrinol., **6**, 5-18.
- BALL J.N., M. OLIVEREAU, A.M. SLICHER et K.D. KALLMAN, 1965 : Functional capacity of ectopic pituitary transplants in the teleost *Poecilia formosa*, with a comparative discussion on the transplanted pituitary. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B., **249**, 69-99.
- BALL J.N. et G.E. PICKFORD, 1964 : Pituitary cytology and freshwater adaptation in the killifish, *Fundulus heteroclitus*. Anat. Record, **148**, 358.
- BALL J.N. et A.M. SLICHER, 1962 : Influence of hypophysectomy and of an adrenocortical inhibitor (SU 48 85) on the stress-response of the white blood cells in the Teleost fish, *Mollienesia latipinna* Le Sueur. Nature, **196**, 1331-1332.
- BALLOWITZ E., 1893 : Die Nervenendigungen der Pigmentzellen, ein Beitrag zur Kenntnis des Zusammenhanges der Endverzweigungen der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen. Z. Wiss. Zool., **56**, 673-706.
- BANERJI T.K. et A. GHOSH, 1966 : Histochemical studies on the interrenal tissue of the common Indian murrel, *Ophicephalus punctatus*. Curr. Sci., **35**, 596-597.
- BARA G., 1968 : Histochemical study of 3 β -, 3 α , 11 β -, and 17 β -hydroxysteroid dehydrogenases in the adrenocortical tissue and the corpuscles of Stannius of *Fundulus heteroclitus*. Gen. comp. Endocrinol., **10**, 126-137.
- BARGMANN W. et W. HILD, 1949 : Über die Morphologie der neurosekretorischen Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse. Acta anat., **8**, 264-280.
- BARR W.A., 1963 : The endocrine control of the sexual cycle in the plaice *Pleuronectes platessa* L. II. The endocrine control of oogenesis. Gen. comp. Endocrinol., **3**, 205-215.
- BARR W.A. et B.M. HOBSON, 1964 : Endocrine control of the sexual cycle of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. IV. Gonadotropic activity of the pituitary gland. Gen. comp. Endocrinol., **4**, 608-613.
- BARRINGTON E.J.W. et A.J. MATTY, 1955 : The identification of thyrotropin secreting cells in the pituitary gland of the minnow (*Phoxinus phoxinus*) Quart. J. Micr. Sci., **96**, 193-201.
- BASU J., J. NANDI et H.A. BERN, 1965 : The homolog of the pituitary-adrenal axis in the teleost fish *Tilapia mossambica*. J. Exp. Zool., **159**, 347-356.
- BELL W.R., 1938 : Morphology of hypophysis of the common goldfish (*Carassius auratus* L.) Zool. New York, **23**, 219-234.

- BERCHTOLD J.P. 1966 : Action de la métopirone sur le tissu interrénal d'un Urodèle, la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra* L.) C.R. Acad. Sci., 262, 382-385.
- BLANC-LIVNI N. et ABRAHAM, 1970 : The influence of environmental salinity on the prolactin- and gonadotropin-secreting regions in the pituitary of *Mugil* (Teleostei). Gen. comp. Endocrinol., 14, 184-197.
- BLÜM V. et K. FIEDLER, 1965 : Hormonal control of reproductive behaviour in some cichlid fish. Gen. comp. Endocrinol., 5, 186-196.
- BOCK F., 1928 : Die Hypophyse des Sticklings (*Gasterosteus aculeatus* L.) unter besonderer Berücksichtigung der jahreszyklischen Veränderungen. Z. Wiss. Zool., 131, 645-710.
- BODDINGIUS J., 1965 : On the structure of the posterior adeno- and neurohypophysis in the rainbow trout (*Salmo irideus*). Gen. comp. Endocrinol., 5, 664-665.
- BOHLE A. et F. WALVIG, 1964 : Beitrag zur vergleichenden Morphologie der epitheloiden Zellen der Nierenarteriolen unter besonderer Berücksichtigung der epitheloiden Zellen in den Nieren von Seewasserrischen. Klin. W. schr., 42, 415-421.
- BONDY P.K., G.V. UPTON et G.E. PICKFORD, 1957 : Demonstration of cortisol in fish blood. Nature, 179, 1354-1357.
- BOURGEOIS M., 1962 : La Pêche et les Poissons, 203, 23.
- BRADSHAW S.D. et E. FONTAINE-BERTRAND, 1968 : Le cortisol dans le plasma de l'Anguille, dosé par fluorimétrie et par inhibition compétitive de la liaison spécifique cortisol-transcortine. Influence de diverses conditions expérimentales. C.R. Acad. Sci., 267, 894-897.
- BRETSCHNEIDER L.H. et J.J. DUYVENE DE WIT, 1941 : Histo-physiologische Analyse der sexuell-endokrinen Organisation des Bitterlingweibchens (*Rhodeus amarus*). Z. Zellforsch. Abt. Histochemie, 37, 227-344.
- BRETSCHNEIDER L.H. et J.J. DUYVENE DE WIT, 1947 : Sexual endocrinology of non-mammalian Vertebrates. Monogr. Progr. Res. Holland. Amsterdam, Elsevier Pub. Co.
- BUCHMANN H., 1940 : Hypophyse und Thyroidea im Individualzyklus der Herrings. Zool. Jahrb. abt. 2, Anat. Ontogen, 66, 191-262.
- BUGNON C., 1960 a : Etude de la répartition des types cellulaires de l'adénohypophyse de quelques Téléostéens de mer. Ann. Sci. Univ. Besançon, 2e sér. Méd., 4, 15-23.
- BUGNON C., 1960 b : Recherches sur la cytologie hypophysaire de quelques espèces de Téléostéens d'eau douce. Ann. Sci. Univ. Besançon, 2e sér. Méd., 4, 25-30.
- BUGNON C. et D. LENYS, 1962 a : Recherches sur les relations hypothalamo-hypophysaires chez diverses espèces de poissons. Anat. Anz. Erg., 109, 520-529.
- BUGNON C. et D. LENYS, 1962 b : Modifications thyroïdiennes chez des Rats blancs traités par une spiro lactone thioacétylée (Aldactone) ou par un corticolytique de synthèse (Métopirone). Ann. Sci. Univ. Besançon, 2e sér. Méd., 6, 159-168.
- BUNIM J.J., 1959 : A decade of anti-inflammatory steroids, from cortisone to dexamethasone (Symposium). Ann. New York Acad. Sci., 82, 797-1014.
- BURDEN C.E., 1956 : The failure of hypophysectomized *Fundulus heteroclitus* to survive in fresh water. Biol. Bull., 110, 8-28.
- BURZAWA-GERARD E., 1969 : Quelques propriétés des hormones gonadotropes des poissons comparées à celles des mammifères. Coll. Intern. C.N.R.S., 177, 351-356.
- BUTCHER E.O., 1939 : The illumination of the eye necessary for different melanophoric responses of *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 77, 258-267.
- BUTLER D.G., 1965 : Adrenocortical steroid production by the interrenal tissue of the fresh water European silver eel (*Anguilla anguilla*) and the marine eel (*Conger conger*) in vitro. Comp. Biochem. Physiol., 16, 583-588.
- BUTLER D.G., 1966 : Effect of hypophysectomy on osmoregulation in the European eel (*Anguilla anguilla* L.) Comp. Biochem. Physiol., 18, 773-782.
- BUTLER D.G., 1969 : Corpuscles of Stannius and renal physiology in the eel (*Anguilla rostrata*). J. Fish. Res. Bd. Can., 26, 639-654.

- BUTLER D.G., 1972 : Failure to observe changes in selected metabolites following removal of the Stannius corpuscles from the freshwater North American eel, *Anguilla rostrata*. J. Fish. Res. Board. Can., **29**, 1362-1364.
- BUTLER D.G. et F.J. CARMICHAEL, 1972 : ($\text{Na}^+ - \text{K}^+$) — ATPase activity in Eel (*Anguilla rostrata*) gills in relation to changes in environment salinity : role of adrenocortical steroids. Gen. comp. Endocrinol., **19**, 421-427.
- BUTLER D.G., W.C. CLARKE, E.M. DONALDSON et R.W. LANGFORD, 1969 : Surgical adrenalectomy of a teleost fish (*Anguilla rostrata* Le Sueur) : effect on plasma cortisol and tissue electrolyte and carbohydrate concentrations. Gen. comp. Endocrinol., **12**, 503-514.
- BUTLER D.G., E.M. DONALDSON et W.C. CLARKE, 1969 : Physiological evidence for a pituitary-adrenocortical feedback mechanism in the eel (*Anguilla rostrata*). Gen. comp. Endocrinol., **12**, 173-176.
- BUTLER D.G. et R.L. LANGFORD, 1967 : Tissue electrolyte composition of the freshwater eel, *Anguilla rostrata*, following partial surgical adrenalectomy. Comp. Biochem. Physiol., **21**, 309-312.
- CAPREOL S.V. et L.E. SUTHERLAND, 1968 : Comparative morphology of juxtaglomerular cells. I. Juxtaglomerular cells in fish. Can. J. Zool., **46**, 249-256.
- CARLON N., A. STAHL et A. DE LANVERSIN, 1970 : Modifications du lobe intermédiaire de l'hypophyse après administration de métopirone. C.R. Ass. Anat., **147**, 164-170.
- CHADWICK C.S., 1940 : Identity of prolactin with water drive factor in *Triturus viridescens*. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., **45**, 335-337.
- CHADWICK C.S., 1941 : Further observations on the water drive in *Triturus viridescens*. II. Induction of the water drive with the lactogenic hormone. J. Exptl. Zool., **86**, 175-187.
- CHAMBOLLE P., 1966 : Recherches sur l'allongement de la durée de la survie après hypophysectomie chez *Gambusia* sp. C.R. Acad. Sci., **262**, 1750-1753.
- CHAMBOLLE P., 1967 : Evolution de l'organe interrénal chez la femelle de *Gambusia* sp. (Poisson Téléostéen). C.R. Acad. Sci., **265**, 1514-1517.
- CHAMBOLLE P., 1969 : Observations sur la structure de l'hypophyse de *Gambusia* (Poisson Téléostéen) ; étude du rôle de cette glande sur la gestation et la survie en eau douce de la femelle hypophysectomisée. C.R. Acad. Sci., **269**, 229-232.
- CHAMBOLLE P., 1970 : Modalités du développement et analyse des facteurs physiologiques de la reproduction chez *Gambusia* sp. (Poisson Téléostéen) ; recherches descriptives et expérimentales. Thèse, Bordeaux, **310**, 192 pages.
- CHAN D.K.O., I. CHESTER JONES, I.W. HENDERSON et J.C. RANKIN, 1967 : Studies on the experimental alteration of water and electrolyte composition of the eel (*Anguilla anguilla* L.) J. Endocrinol., **37**, 297-317.
- CHAN D.K.O., J.C. RANKIN et I. CHESTER JONES, 1969 : Influences of the adrenal cortex and the corpuscles of Stannius on osmoregulation in the European eel (*Anguilla anguilla* L.) adapted to freshwater. Proc. 5th Int. Symp. on comp. Endocrinol. Delhi, 1967. Gen. comp. Endocrinol. suppl. 2, 342-353.
- CHARIPPER H.A., 1937 : The morphology of the hypophysis in lower vertebrates, particularly fish and amphibia, with some notes on the cytology of the pituitary of *Incarasius auratus* (the foldfish) and *Necturus maculosus* (the mudpuppy). Cold. Spr. Harb. Symp., **5**, 151-164.
- CHAVIN W., 1956 : Pituitary-adrenal control of melanization in xanthie goldfish (*Carassius auratus* L.). J. Exptl. Zool., **133**, 1-46.
- CHAVIN W., 1959 : Pituitary hormone in melanogenesis. Pigment Cell Biology, New-York : Academic Press, 63-83.
- CHAVIN W., 1966 : Adrenal histochemistry of some freshwater and marine Teleosts. Gen. comp. Endocrinol., **6**, 183-194.
- CHAVIN W. et A. KOVACEVIC, 1961 : Adrenocortical histochemistry of intact and hypophysectomized goldfish. Gen. comp. Endocrinol., **1**, 264-274.
- CHAVIN W. et M. OLIVEREAU, 1961 : Adrenal histochemistry of fresh water and marine Teleosts. Amer. Zoologist, **1**, fasc. 3, n°204.
- CHAVIN W. et J.A. SINGLEY, 1972 : Adrenocorticoids of the goldfish, *Carassius auratus* L. Comp. Biochem. Physiol., **42**, 547-562.

- CHESTER JONES I., 1957 : "The adrenal cortex". University Press, Cambridge, p. 131.
- CHESTER JONES I., 1968 : Studies on the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Arch. Anat. Histol. Embryol. norm. exp., **51**, 129-135.
- CHESTER JONES I. et I.W. HENDERSON, 1965 : Electrolyte changes in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). J. Endocrinol., **32**, iii-iv.
- CHESTER JONES I., I.W. HENDERSON et D.G. BUTLER, 1965 : Osmoregulation in teleost fish with special reference to the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Arch. Anat. micr. Morph. exp., **54**, 453-469.
- CHESTER JONES I., I.W. HENDERSON, D.K.O. CHAN et J.C. RANKIN, 1965 : The role of the adrenal cortex and the corpuscles of Stannius in the electrolyte balance of the eel. Gen. comp. Endocrinol., **5**, 669.
- CHESTER JONES I., I.W. HENDERSON, D.K.O. CHAN et J.C. RANKIN, 1967 : Steroids and pressor substances in long fish with special reference to the adrenal cortex and corpuscles of Stannius of the Eel (*Anguilla anguilla* L.) Proc. 2nd Int. Cong. on Hormonal Steroids, Milan, 1966. Excerpta Medica International Congress Series, n° 132.
- CHESTER JONES I., I.W. HENDERSON, D.K.O. CHAN, J.C. RANKIN et W. MOSLEY ; J.J. BROWN, A.F. LEVER, J.I.S. ROBERTSON et M. TREE, 1966 : Pressor activity in extracts of the corpuscles of Stannius from the European eel (*Anguilla anguilla* L.). J. Endocrinol., **34**, 393-408.
- CHESTER JONES I., I.W. HENDERSON et W. MOSLEY, 1964 : Methods for the adrenalectomy of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). J. Endocrinol., **29**, 155-156.
- CHIBA A. et Y. HONMA, 1973 : Identification of the cells in the adenohypophysis of the puffer *Fugu niphobles* (Jordan et Snyder). Arch. histol. jap., **35**, 195-208.
- CHIEFFI G. et V. BOTTE, 1963 : Histochemical reaction for steroid-3-ol-dehydrogenase in the interrenal and corpuscles of Stannius of *Anguilla anguilla* and *Conger conger*. Nature, **200**, 793-794.
- CLEVELAND R. et Z.M. WOLFE, 1932 : A differential stain for the anterior lobe of the hypophysis. Anat. Rec., **51**, 409-413.
- COLOMBO L., H.A. BERN et J. PIEPRZYK, 1971 : Steroid transformations by the corpuscles of Stannius and the body kidney of *Salmo gairdnerii* (Teleostei). Gen. comp. Endocrinol., **16**, 74-84.
- COMOLLI A., 1913 : Ricerche istologiche sull'interrenale dei Teleostei. Arch. ital. Anat. Embriol., **11**, 377-408.
- COOK H. et A.P. VAN OVERBEEKE, 1969 : Ultrastructure of the eta cells in the pituitary gland of adult migratory sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Can. J. Zool., **47**, 937-941.
- CRABBE J., 1967 : Studies on the mode of action of aldosterone. Proc. 2nd Int. Congr. Steroid Horm., Milan, Excerpta Med., **132**, 487-491.
- DA LAGE C., 1955 : Innervation neurosécrétoire de l'adénohypophyse chez l'Hippocampe. C.R. Ass. Anat., **85**, 361-364.
- DA LAGE C., 1958 : Recherches sur le complexe hypophysaire de l'Hippocampe. Arch. Anat. micr. Morph. exp., **47**, 401-445.
- DEL CONTE, 1972 : Effects of metopirone on the structure of endocrine glands in the male lizard, *Cnemidophorus l. lemniscatus* L. Z. Zellforsch. **135**, 27-43.
- DHARMAMBA M., 1970 : Studies of the effects of hypophysectomy and prolactin on plasma osmolarity and plasma sodium in *Tilapia mossambica*. Gen. comp. Endocrinol., **14**, 256-269.
- DHARMAMBA M., R.I. HANDIN, J. NANDI et H.A. BERN, 1967 : Effect of prolactin on freshwater survival and on plasma osmotic pressure of hypophysectomized *Tilapia mossambica*. Gen. comp. Endocrinol., **9**, 295-302.
- DHARMAMBA M. et R.S. NISHIOKA, 1968 : Response of "prolactin-secreting" cells of *Tilapia mossambica* to environmental salinity. Gen. comp. Endocrinol., **10**, 409-420.
- DIAMARE V., 1895 : I corpuscoli di Stannius ed i corpi del cavo abdominale dei Teleostei. Notizie anatomiche e morfologiche. Boll. Soc. Nat. Napoli, **9**, 10-24.
- DIAMARE V., 1934 : Sull'interrenale vero nel cosiddetto "sistema interrenale". Anat. Anz., **78**, 90-98.

- DIAMARE V., 1935 : Cordoni cellulari pronefrici e corpuscoli di Stannius dei Teleostei. Atti Accad. Sci. fis. mat. Napoli, ser. 2, 20, 1-6.
- DIEPEN R., 1953 : Über das Hypophysen-Hypothalamus System bei Knochenfischen. Eine vergleichend-anatomische Betrachtung. Anat. Anz. Erg., 100, 111-122.
- DONALDSON E.M. et J.R. Mc BRIDE, 1967 : The effects of hypophysectomy in the rainbow trout *Salmo gairdnerii* (Rich.) with special reference to the pituitary-interrenal axis. Gen. comp. Endocrinol., 9, 93-101.
- DONALDSON E.M., F. YAMAZAKI et W.C. CLARKE, 1968 : Effect of hypophysectomy on plasma osmolarity in goldfish and its reversal by ovin prolactin and a preparation of salmon pituitary "prolactin". J. Fish. Res. Bd. Canada, 25, 1497-1500.
- EMMART E.W., G.E. PICKFORD et A.E. WILHELMI, 1966 : Localization of prolactin within the pituitary of a cyprinodont fish *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) by specific fluorescent antiovine prolactin globulin. Gen. comp. Endocrinol., 7, 571-583.
- ENEMAR A., 1960 : The development of the hypophysial vascular system in the lizards *Lacerta a. agilis* L. and *Anguis fragilis* L. and in the snake *Natrix n. natrix* L., with comparative remarks on the amniota. Acta Zool., 41, 141-237.
- ENSOR D.M. et J.N. BALL, 1968 a : Bioassay of fish prolactin (Paralactine). J. Endocrinol., 40, III-IV.
- ENSOR D.M. et J.N. BALL, 1968 b : Prolactin and freshwater sodium fluxes in *Poecilia latipinna* (Teleostei). J. Endocrinol., 41, XVI.
- EPSTEIN F.H., A.I. KATZ et G.E. PICKFORD, 1967 : Sodium- and potassium-activated adenosine triphosphatase of gills : role in adaptation of teleosts to salt water. Science, 156, 1245-1247.
- FAGERLUND U.H.M., 1967 : Plasma cortisol concentration in relation to stress in adult sockeye salmon during the freshwater stage of their life cycle. Gen. comp. Endocrinol., 8, 197-207.
- FAGERLUND U.H.M. et E.M. DONALDSON, 1969 : The effect of androgens on the distribution and secretion of cortisol in gonadectomized male sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Gen. comp. Endocrinol., 12, 438-448.
- FAGERLUND U.H.M. et J.R. Mc BRIDE, 1969 : Suppression by dexamethasone of interrenal activity in adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Gen. comp. Endocrinol., 12, 651-657.
- FAGERLUND U.H.M., J.R. Mc BRIDE et E.M. DONALDSON, 1968 : Effect of metopirone on pituitary-interrenal function in two teleosts, sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 25, 1465-1474.
- FALCK B., J. MUNTZING et A.M. ROSENGREN, 1969 : Adrenergic nerves to the dermal melanophores of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*, Z. Zellforsch. 99, 430-434.
- FALKMER S. et A.J. MATTY, 1966 : The pituitary gland and its role in the blood sugar regulation in a marine teleost, *Cottus scorpius*. Acta Soc. Med. Upsal., 71, 156-172.
- FENWICK J.C. et M.E. FORSTER, 1972 : Effects of stanniectomy and hypophysectomy on total plasma cortisol levels in the Eel (*Anguilla anguilla* L.). Gen. comp. Endocrinol., 19, 184-191.
- FOLLENIUS E., 1963 : Ultrastructure des types cellulaires de l'hypophyse de quelques Poissons téléostéens. Arch. Anat. Micr. Morphol. Exptl., 52, 429-468.
- FOLLENIUS E., 1971 : Action de la 6-OH-dopamine sur les mélanophores et sur l'adaptation chromatique chez le poisson téléostéen *Gasterosteus aculeatus* L. C. R. Acad. Sci., 272, 733-736.
- FOLLENIUS E. et M.P. DUBOIS, 1974 : Localisation immunocytoologique de l'activité MSH dans la méta-adénohypophyse de l'Épinoche *Gasterosteus aculeatus* L. C.R. Acad. Sci., 278, 759-760.
- FOLLENIUS E. et A. PORTE, 1960 : Ultrastructure des types cellulaires de l'adénohypophyse des Cyprinodontes vivipares. Proc. Eur. Reg. Conf. on Electron Microscopy, Delft 1960, II, 840-844.
- FOLLENIUS E. et A. PORTE, 1961 a : Chronologie de la différenciation des cellules hypophysaires (entre 15 et 45 jours) chez *Lebistes reticulatus* P. Etude au microscope électronique. C.R. Acad. Sci., 252, 3139-3141.
- FOLLENIUS E. et A. PORTE, 1961 b : Etude des différents lobes de l'hypophyse de la Perche, *Perca fluviatilis* L. au microscope électronique. C.R. Soc. Biol., 155, 128-131.

- FONTAINE M., 1964 : Corpuscules de Stannius et régulation ionique (Ca, K et Na) du milieu intérieur de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.). C. R. Acad. Sci., **259**, 875-878.
- FONTAINE M., 1967 : Intervention des corpuscules de Stannius dans l'équilibre phosphocalcique du milieu intérieur d'un Poisson Téléostéen : l'anguille. C.R. Acad. Sci., **264**, 736-737.
- FONTAINE M., O. CALLAMAND et M. OLIVEREAU, 1949 : Hypophyse et euryhalinité chez l'Anguille. C.R. Acad. Sci., **228**, 513-514.
- FONTAINE M., N. DELERUE, E. MARTELLY, J. MARCHE-LIDON et C. MILET, 1972 : Rôle des corpuscules de Stannius dans les échanges de calcium d'un poisson Téléostéen, l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.) avec le milieu ambiant. C.R. Acad. Sci., **275**, 1523-1528.
- FONTAINE M., DUBOIS, PONGET et ROUSSELOT, 1965 : Sur la nature de la fonction endocrine des corpuscules de Stannius. 3d Conf. European comp. Endocrinologists. Copenhagen, 1965. Gen. comp. Endocrinol., **5**, 678.
- FONTAINE M. et J. HÂTEY, 1954 a : Teneur en acide ascorbique de l'interrénal antérieur des poissons (Sélaciens et Téléostéens). Bull. Inst. oceanogr. Monaco, **1037**.
- FONTAINE M. et J. HÂTEY, 1954 b : Recherches sur l'interrénal antérieur des Téléostéens. J. Physiol., **46**, 364-365.
- FONTAINE M. et J. LELOUP-HÂTEY, 1959 : Mise en évidence de corticostéroïdes dans l'interrénal d'un Téléostéen : le Saumon (*Salmo salar* L.) J. Physiol., **51**, 468-469.
- FONTAINE M. et M. OLIVEREAU, 1949 : L'hypophyse du Saumon (*Salmo salar* L.) à diverses étapes de sa migration. C.R. Acad. Sci., **228**, 772-774.
- FONTAINE-BERTRAND E., M. DAVEAU-VAUTIER et Y.A. FONTAINE, 1969 : Activités corticotrope et mélanotrope des extraits hypophysaires de deux poissons téléostéens (Carpe et Saumon). Dissociation anatomique des deux activités. J. Physiol., **61**, 493-506.
- FRIDBERG G. et R. OLSSON, 1959 : The praeoptico-hypophysial system, nucleus tuberis lateralis and the subcommissural organ of *Gasterosteus aculeatus* after changes in osmotic stimuli. Z. Zellforsch., **49**, 531-540.
- FRIEDMAN M. et A. KAPLAN, 1942 : Studies concerning the site of renin formation in the kidney. I. The absence of renin in the glomerular kidney of the midshipman fish. J. Exp. Med., **75**, 127-133.
- FUJII R., 1961 : Demonstration of the adrenergic nature of transmission at the junction between melanophore-concentrating nerve and melanophore in bony fish. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sec. IV, **9**, 171-196.
- FUJII R. et R.R. NOVALES, 1969 : The nervous mechanism controlling pigment aggregation in *Fundulus* melanophores. Comp. Biochem. Physiol., **29**, 109-124.
- FUJII R. et S. TAGUCHI, 1969 : The responses of fish melanophores to some melanin-aggregating and dispersing agents in potassium rich medium. Ann. Zool. Jap., **42**, 176-182.
- FUJII R. et S. TAGUCHI, 1970 : Ultrastructure of nerve-melanophore relationships in the guppy, *Lebistes reticulatus*. Ann. Zool. Jap., **43**, 123-131.
- GABE M., 1953 : Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldéhyde. Bull. Micr. Appl., **3**, 153-162.
- GANTER P. et G. JOLLES, 1969, 1970 : Histochimie normale et pathologique. Gauthier Villars, éd. Paris, t. **1** et **2**.
- GENTLE M.J., 1972 : The eye and colour change in the minnow (*Phoxinus phoxinus* L.) J. Exp. Biol., **57**, 701-707.
- GIACOMINI E., 1905 : Contributo alla conoscenza del sistema delle capsule surrenali dei Teleostei. Sulla sostanza midollare (Organi soprarrenali o tessuto cromaffine) di *Ameiurus catus* L. Rend. R. Accad. Sci. Ist. Bologna, **9**, 183-189.
- GIACOMINI E., 1922 : Sull'anatomica microscopica e sulla sviluppo delle capsule surrenali dei Lofobranchi. Arch. ital. Anat. Embriol., **18**, 548-565.
- GIERSBERG H., 1932 : Der Einfluss der Hypophyse auf die farbigen Chromatophoren der Elritze. Z. vergleich. Physiol., **18**, 369-377.
- GIORDANO G., 1956 : Les cordons épithéliaux du pronéphros chez les Téléostéens. C.R. Ass. Anat. (Nancy), **42**, 556-558.

- GIROD C. et P. DUBOIS, 1969 : Recherches, en microscopie optique et en microscopie électronique, sur les cellules somatotropes antéhypophysaires du Hamster doré (*Mesocricetus auratus* Waterh.). C.R. Acad. Sci., **268**, 2361-2363.
- GORBMAN A., 1965 : Endocrine terminologic usage. Gen. comp. Endocrinol., **5**, 129-130.
- GOSGLICK S., 1885 : Zur Morphologie der Kopfnieren der Fische. Zool. Anz., **8**, 605-611.
- GOSLAR H.G. et F. TISCHENDORF, 1955 : Das cytologische Verhalten der "vegetativen Zellgruppen", insbesondere der hypothalamischen Areale des Stammhirnes von *Tinca vulgaris* gegenüber Beizenfärbungen. Z. mikr. Anat. Forsch., **61**, 183-228.
- GOTTFRIED H., 1964 : The occurrence and biological significance of steroids in lower vertebrates. A review. Steroids, **3**, 219-242.
- GOUGET A., 1971 : Contribution à l'étude du rôle neuroendocrine des monoamines hypothalamiques. Thèse Médecine, Besançon, n° 124, 152 p.
- GRANT W.C. Jr., 1961 : Special aspects of the metamorphic process : second metamorphosis. Am. Zool., **1**, 163-171.
- GRANT W.C. Jr. et J.A. GRANT, 1958 : Water drive studies on hypophysectomized eels of *Diemyctylus viridescens*. Part I. The role of the lactogenic hormone. Biol. Bull., **114**, 1-9.
- GRANT W.C. Jr. et G.E. PICKFORD, 1959 : Presence of the red eel water drive factor prolactin in the pituitaries of teleosts. Biol. Bull., **116**, 429-435.
- GREEN J.D., 1951 : The comparative anatomy of the hypophysis, with special reference to its blood supply and innervation. Amer. J. Anat., **88**, 225-311.
- HANDIN R.I., J. NANDI et H.A. BERN, 1964 : Effect of hypophysectomy on survival and on thyroid and interrenal histology of the cichlid teleost *Tilapia mossambica*. J. Exptl. Zool., **157**, 339-344.
- HANKE W., K. BERGERHOFF et D.K.O. CHAN, 1969 : Histological and histochemical changes of organs associated with adjustment to the environment. Gen. comp. Endocrinol. suppl. **2**, 331-341.
- HANKE W. et I. CHESTER JONES, 1966 : Histological and histochemical studies on the adrenal cortex and the corpuscles of Stannius of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Gen. comp. Endocrinol., **7**, 166-178.
- HANKE W. et K. WEBER, 1965 : Histophysiological investigation on the zonation, activity and mode of secretion of the adrenal gland of the frog, *Rana temporaria* Linnaeus. Gen. comp. Endocrinol., **5**, 444-455.
- HÂTEY J., 1952 : Interrénal et acide ascorbique des poissons Téléostéens. C.R. Soc. Biol., **146**, 566-568.
- HÂTEY J., 1954 : Sur l'extraction de substances à activité gluconéogénique du type cortico-surrénalien contenues dans le plasma de saumon (*Salmo salar* L.). Arch. international. Physiol., **62**, 313-321.
- HEALEY E.G. et D.M. ROSS, 1966 : The effects of drugs on the background colour response of the minnow *Phoxinus phoxinus* L. Comp. Biochem. Physiol., **19**, 545-580.
- HENDERSON I.W. et I. CHESTER JONES, 1967 : Endocrine influences on the net extrarenal fluxes of sodium and potassium in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). J. Endocrinol., **37**, 319-325.
- HERLANT M., 1954 : Anatomie et physiologie comparée de l'hypophyse dans la série des Vertébrés. Bull. Soc. Zool., **79**, 256-287.
- HERLANT M., 1960 : Etude critique de deux techniques nouvelles destinées à mettre en évidence les différentes catégories cellulaires présentes dans la glande pituitaire. Bull. Micr. Appl., **10**, 37-44.
- HERLANT M., 1962 : Modifications de l'antéhypophyse consécutives à la suppression des glandes soumises à l'action de ses stimulines. In : "Actualités endocrinologiques", 3e Sér., Expansion Scientifique Française Ed., Paris, 5-16.
- HEYL H.L. et S.J. CARPENTER, 1972 : Reversible changes in adrenal cortical cell morphology and plasma hydroxycorticosteroids during freshwater portion of the spawning journey of Atlantic salmon (*Salmo salar*). J. Fish. Res. Bd. Canada, **29**, 311-314.
- HILD W., 1950 : Zur Frage der Neurosekretion im Zwischenhirn der Schleie (*Tinca vulgaris*) und ihrer Beziehung zur Neurohypophyse. Z. Zellforsch., **35**, 33-46.

- HIRANO T., 1967 : Effect of hypophysectomy on water transport in isolated intestine of the eel. *Anguilla japonica*. Proc. Japan Acad., **43**, 793-796.
- HONMA H. et A. SUZUKI, 1968 : Studies on the endocrine glands of the salmonid fish, the ayu, *Plecoglossus altivelis* Tomminck and Schlegel, VII. The hypothalamic neuro-secretory system of the koayu exposed to the artificial photoperiods. Jap. J. Ichthyol., **15**, 11-27.
- HOWE A. et A.J. THODY, 1970 : The effect of ingestion of hypertonic saline on the melanocyte stimulating hormone content and histology of the pars intermedia of the rat pituitary gland. J. Endocrinol., **46**, 201-208.
- HUOT E., 1898 : Préliminaires sur l'origine des capsules surrénales des poissons Lophobranches. C.R. Acad. Sci., **126**, 49-50.
- ICHIKAWA T., H. KOBAYASHI, P. ZIMMERMANN et U. MULLER, 1973 : Pituitary response to environmental osmotic changes in the larval guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters). Z. Zellforsch., **141**, 161-179.
- IDLER D.R. et H.C. FREEMAN, 1965 : Steroid transformation by corpuscles of Stannius of the Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). J. Fish. Res. Bd. Canada, **23**, 1249-1255.
- IDLER D.F., A.P. RONALD et P.J. SCHMIDT, 1959 : Biochemical studies on Sockeye salmon. VII. Steroid hormones in plasma. Can. J. Biochem. Physiol., **37**, 1227-1238.
- IONESCU-VARO M. et A. CRISTIAN, 1968 : Etude histologique de l'hypophyse de *Cyprinus carpio* (en roumain). Bul. Inst. Cerc. Project. pisc. Român., **27**, 21-30.
- JACOBOWITZ D.M. et A.M. LATIES, 1968 : Direct adrenergic innervation of a teleost melanophore. Anat. Rec., **162**, 501-504.
- JAMPOLSKY A. et W.S. HOAR, 1954 : Growth hormone from salmon pituitary glands. J. Fish. Res. Bd. Canada, **11**, 57-62.
- JANSSENS P. et J.G. PHILLIPS, 1963 : cités dans J.G. PHILLIPS et D. BELLAMY (1963) Adrenocortical hormones. In comparative Endocrinology, Vol. I, p. 214. Academic Press, New-York and London.
- JAYLE M.F., J. DECOURT, P. MAUVAIS-JARVIS et J.P. MICHARD, 1960 : Etude comparative du pouvoir inhibiteur des corticostéroïdes de synthèse sur la sécrétion d'ACTH, La Presse Médicale, **51**, 1923-1924.
- KAWAMOTO M., 1967 : Zur Morphologie der Hypophysis Cerebri von Teleostiern. Arch. histol. jap., **28**, 123-150.
- KAWASHIMA S. et T. HIRANO, 1968 : A preliminary report on the effect of increased salinity of the pars intermedia of the medaka and the eel. U.S.-Japan Seminar on Endocrine Glands and Osmoregulation in Fishes, Tokyo-Cités par M. OLIVEREAU et J.N. BALL, 1970.
- KENNEDY M. et P. FITZMAURICE, 1970 : The biology of the tench *Tinca tinca* (L.) in Irish waters. Proc. Roy. Irish Acad., **69**, 31-82.
- KERR T., 1942 : A comparative study of some teleost pituitaries. Proc. zool. Soc. London, **112**, 37-56.
- KERR T., 1968 : The pituitary of polypterines and its relationship to other fish pituitaries. J. Morph., **124**, 23-36.
- KNOWLES F. et L. VOLLRATH, 1966 a : Neurosecretory innervation of the pituitary of the eels *Anguilla* and *Conger*. I. The structure and ultrastructure of the neuro-intermediate lobe under normal and experimental conditions. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, **250**, 311-327.
- KNOWLES F. et L. VOLLRATH, 1966 b : Neurosecretory innervation of the pituitary of the eels *Anguilla* and *Conger*. II. The structure and innervation of the *pars distalis* at different stages of the life cycle. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser B. **250**, 329-342.
- KORN H., 1960 : Über die Einwirkung hypotonischer Medien auf das Zwischenhirn-Hypophysen-System von *Mugil* und *Gobius*. Z. Zellforsch., **52**, 45-59.
- KRAUTER D., 1958 : Experimentelle Untersuchungen über das Interrenal-organ von Knochenfischen. Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org., **150**, 601-637.
- KROGH A., 1939 : "Osmotic regulation in aquatic animals". Cambridge Univ. Press, London and New York.
- LAFAURIE M. et R. PAULI, 1970 : Contribution à l'histologie de l'hypophyse de quelques Téléostéens. Diffusion provisoire, Lab. Biol. Gén. Univ. Nice. 1-20.

- LAGIOS M.D., 1965 : Seasonal changes in the cytology of the adenohipophysis, testes and ovaries of the black sulphur perch, *Embiotoca jacksoni*, a viviparous percomorph fish. Gen. comp. Endocrinol., **5**, 207-221.
- LAGIOS M.D., 1968 : Tetrapod-like organisation of the pituitary gland of the polypteriform fishes, *Calamoichthys calabaricus* and *Polypterus palmas*. Gen. comp. Endocrinol., **11**, 300-315.
- LAHLOU B. et A. GIORDAN, 1970 : Le contrôle hormonal des échanges et de la balance de l'eau chez le Téléostéen d'eau douce, *Carassius auratus*, intact et hypophysectomisé. Gen. comp. Endocrinol., **14**, 491-509.
- LAHLOU B., I.W. HENDERSON, et W.H. SAWYER, 1969 : Renal adaptations by *Opsanus tau*, a euryhaline aglomerular teleost to dilute media. Am. J. Physiol., **216**, 1266-1272.
- LAM T.J. et J.F. LEATHERLAND, 1969 a : Effect of prolactin on freshwater survival of the marine form (*trachurus*) of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in the early winter. Gen. comp. Endocrinol., **12**, 385-387.
- LAM T.J. et J.F. LEATHERLAND, 1969 b : Effect of prolactin on the glomerulus of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. form *trachurus*, after transfert from seawater to fresh water, during the late autumn and early winter. Can. J. Zool., **47**, 247-250.
- LEATHERLAND J.F., 1970 a : Seasonal variation in the structure and ultrastructure of the pituitary of the marine form (*trachurus*) of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. I. Rostral pars distalis. Z. Zellforsch., **104**, 301-317.
- LEATHERLAND J.F., 1970 b : Seasonal variation in the structure and ultrastructure of the pituitary gland in the marine form (*trachurus*) of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. II. Proximal pars distalis and neuro-intermediate lobe. Z. Zellforsch., **104**, 318-336.
- LEATHERLAND J.F., 1970 c : Histological investigation of pituitary homotransplants in the marine form (*trachurus*) of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Z. Zellforsch., **104**, 337-344.
- LEATHERLAND J.F., 1972 : Histophysiology and innervation of the pituitary gland of the goldfish, *Carassius auratus* L. : a light and electron microscope investigation. Can. J. Zool., **50**, 835-844.
- LEATHERLAND J.F. et T.J. LAM, 1969 : Effect of prolactin on the density of mucous cells on the gill filaments of the marine form (*trachurus*) of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Can. J. Zool., **47**, 787-792.
- LEATHERLAND J.F. et T.J. LAM, 1971 : Effects of prolactin, corticotrophin and cortisol on the adenohipophysis and interrenal gland of anadromous threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. form *trachurus*, in winter and summer. J. Endocrinol., **51**, 425-436.
- LÉGAT E., 1963 : Cytophysiology of the intermediate lobe of the hypophysis of mammals. Cytology of the adenohipophyse, Colloq. Int. C.N.R.S., **128**, 215-230.
- LELOUP-HÂTEY J., 1957 : Le cholestérol de l'interrénal antérieur de quelques poissons Téléostéens. Bull. Soc. Chim. Biol., **39**, 1311-1320.
- LELOUP-HÂTEY J., 1961 : Influence de l'hypophyse sur le taux de corticostéroïdes du plasma de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.) J. Physiol., **53**, 405-406.
- LELOUP-HÂTEY J., 1964 a : Modification de l'équilibre minéral de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) consécutive à l'ablation des corpuscules de Stannius. C.R. Soc. Biol., **158**, 711-715.
- LELOUP-HÂTEY J., 1964 b : Etude du déterminisme de l'activation de l'interrénal antérieur observée chez quelques Téléostéens soumis à un accroissement de la salinité du milieu extérieur. Arch. Sci. Physiol., **18**, 293-324.
- LELOUP-HÂTEY J., 1964 c : Fonctionnement de l'interrénal antérieur de deux Téléostéens : le saumon atlantique et l'anguille européenne. Ann. Inst. Océanogr. Monaco, **42**, 221-237.
- LELOUP-HÂTEY J., 1966 : Etude in vitro de la corticostéroïdogénèse dans l'interrénal de l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.). Comp. Biochem. Physiol., **19**, 63-74.
- LELOUP-HÂTEY J., 1968 : Contrôle corticotrope de la corticostéroïdogénèse interrénalienne chez les Vertébrés inférieurs (Reptiles, Téléostéens). Comp. Biochem. Physiol., **26**, 997-1013.
- LELOUP-HÂTEY J., 1970 a : In vitro action of calcium ions on the interrenal corticosteroidogenesis of the eel (*Anguilla anguilla* L.). Comp. Biochem. Physiol., **32**, 353-361.

- LELOUP-HÂTEY J., 1970 b : Influence de l'ablation des corpuscules de Stannius sur le fonctionnement de l'interrénal de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.) Gen. comp. Endocrinol., **15**, 388-397.
- LELOUP J. et J. LELOUP-HÂTEY, 1964 : Influence de l'ablation des corpuscules de Stannius sur le fonctionnement thyroïdien de l'Anguille normale et hypophysectomisée. C. R. Soc. Biol., **158**, 1273-1276.
- LEMOINE A.M., 1972 : Action de l'hypophysectomie et de la prolactine sur la teneur en acide N-acétyl-neuraminique branchial de l'Anguille, *Anguilla anguilla* L. C. R. Soc. Biol., **166**, 268-273.
- LENYS D., 1959 : Recherches sur les relations vasculaires hypothalamo-préhypophysaires chez *Tinca vulgaris* et *Emys leprosa*. Bull. Soc. Hist. Nat. du Doubs, **62**, 37-40.
- LERAY C., 1968 : Etude histophysiologique de l'hypophyse chez le Muge et la Carpe. Ses corrélations avec l'hypothalamus, la thyroïde et les gonades. Thèse Doct. Sci. Nat. Univ. Aix-Marseille, 1-300.
- LERAY C., R. SEITE et A. STAHL, 1961 : Les rapports de la neurosécrétion préoptique et de l'adénohypophyse chez quelques Poissons Téléostéens. C.R. Soc. Biol., **155**, 1341-1343.
- LEVENSTEIN I., 1939 : The cutology of the pituitary gland of two varieties of goldfish (*Carassius auratus* L.) with some reference to variable factors in the gland which may possibly be related to the different morphological types. Zool. New York, **24**, 47-60.
- L'EXCELLENT M., 1967 : Etude de l'élimination des sels chez la Tanche (*Tinca tinca* L.) Thèse 3ème cycle. Univ. Besançon, 170 pages.
- LEYDIG F., 1852 : Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig.
- LIDDLE G.W., H.L. ESTEP, J.W. KENDALL JR., W.C. WILLIAMS JR., et A.W. TOWNES, 1959 : Clinical application of a new test of pituitary reserve. J. Clin. Endocrinol., **19**, 875-894.
- LOPEZ E., 1969 : Etude histophysiologique des corpuscules de Stannius de *Salmo salar* L. au cours des diverses étapes de son cycle vital. Gen. comp. Endocrinol., **12**, 339-349.
- LOPEZ E., 1970 : L'os cellulaire d'un Poisson Téléostéen, *Anguilla anguilla* L. II. Action de l'ablation des corpuscules de Stannius. Z. Zellforsch., **109**, 566-572.
- LUDÁNY G., 1936 : C-Vitamin in Süßwasserfischen und Süßwasserkrebsen. Biochem. Z., **184**, 108-110.
- Mc BRIDE J.R. et A.P. VAN OVERBEEKE, 1969 a : Cytological changes in the pituitary gland of the adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) after gonadectomy. J. Fish. Res. Bd. Canada, **26**, 1147-1156.
- Mc BRIDE J.R. et A.P. VAN OVERBEEKE, 1969 b : Hypertrophy of the interrenal tissue in sexually maturing sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and the effect of gonadectomy. J. Fish. Res. Bd. Canada, **26**, 2975-2985.
- Mc CONAILL M.A., 1947 : Staining of the central nervous system with lead haematoxylin. J. Anat., **81**, 371-372.
- Mc KEOWN B.A. et A.P. VAN OVERBEEKE, 1969 : Immunohistochemical localization of ACTH and prolactin in the pituitary gland of adult migratory sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd. Canada, **26**, 1837-1846.
- Mc KEOWN B.A. et A.P. VAN OVERBEEKE, 1971 : Immunohistochemical identification of pituitary hormone producing cells in the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*, Walbaum). Z. Zellforsch., **112**, 350-362.
- MAETZ J., 1964 : Recherches sur la perméabilité aux électrolytes de la branchie des poissons et sa régulation endocrinienne. Bull. Inform. Sci. Tech. (CEA) **86**, 11-70.
- MAETZ J., 1969 : Observations on the role of the pituitary-interrenal axis in the ion regulation of the Eel and other Teleosts. Gen. comp. Endocrinol., suppl. **2**, 299-316.
- MAETZ J., J. BOURGET et B. LAHLOU, 1964 : Urophyse et osmorégulation chez *Carassius auratus*. Gen. comp. Endocrinol., **4**, 401-414.
- MAETZ J., J. BOURGET, B. LAHLOU et J. HOURDRY, 1964 : Peptides neurohypophysaires et osmorégulation chez *Carassius auratus*. Gen. comp. Endocrinol., **4**, 508-522.
- MAETZ J., N. MAYER et M.M. CHARTIER-BARADUC, 1967 : La balance minérale du sodium chez *Anguilla anguilla* en eau douce, en eau de mer et au cours du transfert d'un milieu à l'autre : effets de l'hypophysectomie et de la prolactine. Gen. comp. Endocrinol., **8**, 177-188.

- MAETZ J., N. MAYER, M. FORSTER et D.K.O. CHAN, 1967 : Axe hypophyso-interrénalien et osmorégulation chez les poissons d'eau de mer. Abstr. 4th Congr. European Comp. Endocrinologists, Carlsbad, 1967. Gen. comp. Endocrinol., **9**, 471.
- MAETZ J. et J.C. RANKIN, 1969 : Hormones neurohypophysaires et osmorégulation chez les poissons. Colloq. Intern. CNRS, **177**, 45-55.
- MAETZ J., W.H. SAWYER, G.E. PICKFORD et N. MAYER, 1967 : Evolution de la balance minérale du sodium chez *Fundulus heteroclitus* au cours du transfert d'eau de mer en eau douce : effets de l'hypophysectomie et de la prolactine. Gen. comp. Endocrinol., **8**, 163-176.
- MAETZ J. et E. SKADHAUGE, 1968 : Drinking rates and gill ionic turnover in relation to external salinities in the eel. Nature, **217**, 371-373.
- MAHON E.F., W.S. HOAR et S. TABATA, 1962 : Histophysiological studies of the adrenal tissue of goldfish. Can. J. Zool., **40**, 449-464.
- MATTHEIJ J.A.M., 1968 a : The cell types in the adenohypophysis of the Mexican cave fish *Anoptichthys jordani* (Hubbs and Innes). Z. Zellforsch., **90**, 542-553.
- MATTHEIJ J.A.M., 1968 b : The ACTH cells in the adenohypophysis of the Mexican cave fish *Anoptichthys jordani*, as identified by metopirone (SU 4885) treatment. Z. Zellforsch., **92**, 588-595.
- MATTHEIJ J.A.M., 1969 : The thyrotropin secreting basophils in the adenohypophysis of *Anoptichthys jordani*. Z. Zellforsch., **101**, 588-597.
- MATTHEIJ J.A.M., 1970 : The gonadotropic cells in the adenohypophysis of the blind Mexican cave fish, *Anoptichthys jordani*. Z. Zellforsch., **105**, 91-106.
- MATTHEIJ J.A.M., et J.A.P. SPRANGERS, 1969 : The site of prolactin secretion in the adenohypophysis of the stenohaline Teleost *Anoptichthys jordani* and the effects of this hormone on mucous cells. Z. Zellforsch., **99**, 411-419.
- MATTHEIJ J.A.M., F.J. KINGMA et H.W.J. STROBAND, 1971 : The identification of the thyrotropic cells in the adenohypophysis of the cichlid fish *Cichlasoma biocellatum* and the role of these cells and of the thyroid in osmoregulation. Z. Zellforsch., **121**, 82-92.
- MATTHEIJ J.A.M., H.W.J. STROBAND et F.J. KINGMA, 1971 : The cell types in the adenohypophysis of the cichlid fish *Cichlasoma biocellatum* Regan, with special attention to its osmoregulatory role. Z. Zellforsch., **118**, 113-126.
- MATTY A.J. et J.M. MATTY, 1959 : A histochemical investigation of the pituitary glands of some teleost fish. Quart. J. micr. Sci., **100**, 257-267.
- MAYER N., 1970 : Contrôle endocrinien de l'osmorégulation chez les Téléostéens. Rôle de l'axe hypophyse-interrénal et de la prolactine. Bull. Inf. Sci. Tech. C.E.A., **146**, 45-75.
- MAYER N. et J. MAETZ, 1967 : Axe hypophyso-interrénalien et osmorégulation chez l'anguille en eau de mer. Etude de l'animal intact avec notes sur les perturbations de l'équilibre minéral produites par l'effet de "choc". C.R. Acad. Sci., **264**, 1632-1635.
- MAYER N., J. MAETZ, D.K.O. CHAN, M. FORSTER et J. CHESTER JONES, 1967 : Cortisol, a sodium excreting factor in the eel (*Anguilla anguilla* L.) adapted to seawater. Nature, **214**, 1118-1120.
- MELLINGER J., 1963 : Etude histophysiological du système hypothalamo-hypophysaire de *Scyliorhinus caniculus* L. en état de mélanodispersion permanente. Gen. comp. Endocrinol., **3**, 26-45.
- MOTAIS R., 1967 : Les mécanismes d'échanges ioniques branchiaux chez les Téléostéens. Ann. Inst. Océanogr. Monaco, **45**, 1-83.
- MOTAIS R., F. GARCIA ROMEU et J. MAETZ, 1966 : Exchange diffusion effect and euryhalinity in teleosts. J. Gen. Physiol., **50**, 391-422.
- MULON P., 1913 : Sur la cortico-surrénale des Téléostéens. C.R. Soc. Biol., **75**, 702-705.
- NADKARNI V.B. et LAPINSKY G., 1968 : A histochemical study of interrenal tissue and the corpuscles of Stannius of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Richardson) Symp. Comp. Endocrinol. Benares Hindu Univ., 19-20.
- NANDI J., 1962 : The structure of the interrenal gland in teleost fishes. Univ. Calif. Publ. Zool., **65**, 129-195.
- NANDI J., 1967 : Comparative endocrinology of steroid hormones in vertebrates. Amer. Zool., **7**, 115-133.

- NANDI J. et H.A. BERN, 1960 : Corticosteroid production by interrenal tissue of teleost fishes. *Endocrinology*, **66**, 295-303.
- NANDI J. et H.A. BERN, 1965 : Chromatography of corticosteroids from Teleosts fishes. *Gen. comp. Endocrinol.*, **5**, 1-15.
- NEILL R.M., 1940 : On the existence of two types of chromatic behaviour in teleostean fishes. *J. Exp. Biol.*, **17**, 74-95.
- NISHIKAWA M., I. MURONE et T. SATO, 1963 : Electron microscopic investigations of the adrenal cortex. *Endocrinology*, **72**, 197-209.
- OGAWA M., 1963 : On the corpuscles of Stannius of goldfish treated with sea water. *Sciences Reports, Saitama Univ. B*, **4**, 181-191.
- OGAWA M., 1967 : Fine structure of the corpuscles of Stannius and the interrenal tissue in goldfish, *Carassius auratus*. *Z. Zellforsch.*, **81**, 174-189.
- OGAWA M., 1968 : Osmotic and ionic regulation in goldfish following removal of the corpuscles of Stannius or the pituitary gland. *Can. J. Zool.*, **46**, 669-676.
- OGAWA M., 1970 : Effects of prolactin on the epidermal mucous cells of the goldfish, *Carassius auratus* L. *Can. J. Zool.*, **48**, 501-503.
- OGAWA M. et P.H. JOHANSEN, 1967 : A note on the effects of hypophysectomy on the mucous cells of the goldfish, *Carassius auratus* L. *Can. J. Zool.*, **45**, 885-886.
- OGURI M., 1960 a : Studies on the adrenal glands of Teleosts. III. On the distribution of chromaffin cells and interrenal cells in the head kidneys of fishes. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **26**, 443-447.
- OGURI M., 1960 b : Studies on the adrenal glands of Teleosts. IV. Histochemistry of the interrenal cells of Fishes. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **26**, 448-451.
- OGURI M., 1960 c : Studies on the adrenal glands of teleosts. V. Experimentally induced histological alterations in the interrenal cells of fishes. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **26**, 476-480.
- OGURI M., M. OGAWA et H. SOKABE, 1972 : Juxtaglomerular cells in aglomerular Teleosts. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **38**, 195-200.
- OGURI M. et H. SOKABE, 1968 : Juxtaglomerular cells in the Teleost kidneys. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **34**, 882-888.
- OLIVEREAU M., 1954 : Hypophyse et glande thyroïde chez les poissons. Etude histophysiologique de quelques corrélations endocriniennes, en particulier chez *Salmo salar* L. *Ann. Inst. Oceanogr. Monaco*, **29**, 95-296.
- OLIVEREAU M., 1960 : Action de la thyroxine sur l'hypothalamus, l'hypophyse et la glande thyroïde de l'Anguille. *Anat. Anz.*, **109**, 468-478.
- OLIVEREAU M., 1961 : Maturation sexuelle de l'Anguille mâle en eau douce. *C.R. Acad. Sci.*, **252**, 3660-3662.
- OLIVEREAU M., 1962 a : Cytologie de l'hypophyse du Cyprin (*Carassius auratus* L.) *C. R. Acad. Sci.*, **255**, 2007-2009.
- OLIVEREAU M., 1962 b : Modifications de l'interrénal du smolt (*Salmo salar* L.) au cours du passage d'eau douce en eau de mer. *Gen. comp. Endocrinol.*, **2**, 565-573.
- OLIVEREAU M., 1963 a : Effets de la radiothyroïdectomie sur l'hypophyse de l'Anguille. Discussion sur la *pars distalis* des Téléostéens. *Gen. comp. Endocrinol.*, **3**, 312-332.
- OLIVEREAU M., 1963 b : Cytophysiologie du lobe distal de l'hypophyse des Agnathes et des Poissons, à l'exclusion de celle concernant la fonction gonadotrope. *Coll. intern. C.N.R.S.*, **128**, 315-330.
- OLIVEREAU M., 1963 c : Action de la réserpine sur l'hypophyse, l'interrénal et les cellules chromaffines de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.) *C.R. Soc. Biol.*, **157**, 1357-1360.
- OLIVEREAU M., 1964 a : L'hématoxyline au plomb permet-elle l'identification des cellules corticotropes de l'hypophyse des Téléostéens ? *Z. Zellforsch.*, **63**, 496-505.
- OLIVEREAU M., 1964 b : Action de l'aldactone sur l'interrénal antérieur de l'Anguille. *J. Physiol.*, **56**, 625-626.
- OLIVEREAU M., 1964 c : Effect of o.p'DDD administration on eel pituitary-adrenal system. *Texas Rep. Biol. Med.*, **22**, 1.
- OLIVEREAU M., 1964 d : Corpuscles of Stannius and osmoregulation in eels. *Amer. Zoologist*, **4**, 326-327.
- OLIVEREAU M., 1965 : Action de la métopirone chez l'Anguille normale et hypophysectomisée, en particulier sur le système hypophyso-corticosurrénalien. *Gen. comp. Endocrinol.*, **5**, 109-128.

- OLIVEREAU M., 1966 a : Effet d'un traitement par le cortisol sur la structure histologique de l'interrénal et de quelques tissus de l'Anguille. *Ann. Endocrinol.*, **27**, 549-560.
- OLIVEREAU M., 1966 b : Influence d'un séjour en eau déminéralisée sur le système hypophyso-surrénalien de l'anguille. *Ann. Endocrinol.*, **27**, 665-678.
- OLIVEREAU M., 1967 a : Observations sur l'hypophyse de l'Anguille femelle, en particulier lors de la maturation sexuelle. *Z. Zellforsch.*, **80**, 286-306.
- OLIVEREAU M., 1967 b : Réactions observées chez l'anguille maintenue dans un milieu privé d'électrolytes en particulier au niveau du système hypothalamo-hypophysaire. *Z. Zellforsch.*, **80**, 264-285.
- OLIVEREAU M., 1968 a : Etude cytologique de l'hypophyse du Muge, en particulier en relation avec la salinité extérieure. *Z. Zellforsch.*, **87**, 545-561.
- OLIVEREAU M., 1968 b : Functional cytology of prolactin-secreting cells. *Gen. comp. Endocrinol. Supp.* **2**, 32-41.
- OLIVEREAU M., 1969 a : Données cytologiques sur l'adénohypophyse du Gardon, Poisson Téléostéen. *Gen. comp. Endocrinol.*, **12**, 378-384.
- OLIVEREAU M., 1969 b : Activité de la *pars intermedia* de l'hypophyse autotransplantée chez l'Anguille. *Z. Zellforsch.*, **98**, 74-87.
- OLIVEREAU M., 1970 a : Coloration de l'hypophyse avec l'hématoxyline au plomb (H.Pb) : données nouvelles chez les Téléostéens et comparaison avec les résultats obtenus chez d'autres Vertébrés. *Acta Zool.*, **51**, 229-249.
- OLIVEREAU M., 1970 b : Stimulation des cellules somatotropes de l'hypophyse de la Carpe après un jeune prolongé. *C. R. Acad. Sci.*, **270**, 2343.
- OLIVEREAU M., 1971 : Elaboration d'interméline par les cellules colorées avec l'hématoxyline au plomb dans la *pars intermedia* de l'Anguille : preuves nouvelles et contrôle hypothalamique. *C.R. Acad. Sci.*, **272**, 102-105.
- OLIVEREAU M., 1972 a : Action d'un apport de cortisol sur la cytologie de l'hypophyse chez l'Anguille. *Acta Zool.*, **53**, 179-194.
- OLIVEREAU M., 1972 b : Action de la réserpine chez l'Anguille. II. Effet sur la pigmentation et le lobe intermédiaire. Comparaison avec l'effet de l'adaptation sur un fond noir. *Z. Anat. Entwickl. Gesch.*, **137**, 30-46.
- OLIVEREAU M., 1972 c : Identification des cellules thyroïdiques dans l'hypophyse du Saumon du Pacifique (*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum) après radiothyroïdectomie. *Z. Zellforsch.*, **128**, 175-187.
- OLIVEREAU M., et J.N. BALL, 1963 : Fonction corticotrope et cytologie hypophysaire chez deux Téléostéens : *Mollienesia latipinna* Le Sueur et *Anguilla anguilla* L. *C. R. Acad. Sci.*, **256**, 3766-3769.
- OLIVEREAU M. et J.N. BALL, 1964 : Contribution à l'histophysiologie de l'hypophyse des Téléostéens, en particulier de celle de *Poecilia species*. *Gen. comp. Endocrinol.*, **4**, 523-532.
- OLIVEREAU M. et J.N. BALL, 1970 : Pituitary influences on osmoregulation in teleosts. *Mem. Soc. Endocrinol.*, **18**, 57-85.
- OLIVEREAU M. et M.M. CHARTIER-BARADUC, 1965 : Aldactone et osmorégulation chez l'anguille. *C.R. Soc. Biol.*, **159**, 1498-1503.
- OLIVEREAU M. et M.M. CHARTIER-BARADUC, 1966 : Action de la prolactine chez l'Anguille intacte et hypophysectomisée. II. Effets sur les électrolytes plasmatiques (sodium, potassium et calcium). *Gen. comp. Endocrinol.*, **7**, 27-36.
- OLIVEREAU M. et H. FROMENTIN, 1954 : Influence de l'hypophysectomie sur l'histologie de l'interrénal antérieur de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.). *Ann. Endocrinol.*, **15**, 805-826.
- OLIVEREAU M. et M. HERLANT, 1954 : Etude histologique de l'hypophyse de *Caecobarbus geertsii* Blgr. *Bull. Acad. Roy. Belg.*, **40**, 50-57.
- OLIVEREAU M. et M. HERLANT, 1960 : Etude de l'hypophyse de l'Anguille mâle au cours de la reproduction. *C. R. Soc. Biol.*, **154**, 706-709.
- OLIVEREAU M., G. LA ROCHE et A.N. WOODALL, 1964 : Modifications cytologiques de l'hypophyse de la Truite à la suite d'une carence en iode et d'une radiothyroïdectomie. *Ann. Endocrinol.*, **25**, 481-490.

- OLIVEREAU M. et A.M. LEMOINE, 1969 : Identification de "cellules juxtaglomérulaires" chez deux téléostéens : le Muge et l'Anguille. Bull. Ass. Anat., **142**, 1260-1269.
- OLIVEREAU M. et J. OLIVEREAU, 1968 : Effets de l'interrenalectomie sur la structure histologique de l'hypophyse et de quelques tissus de l'Anguille. Z. Zellforsch., **84**, 44-58.
- OLIVEREAU M. et G.J. RIDGWAY, 1962 : Cytologie hypophysaire et antigène sérique en relation avec la maturation sexuelle chez *Oncorhynchus species*. C. R. Acad. Sci., **254**, 753-755.
- OLSSON R., 1958 : A bucco-hypophysial canal in *Elops saurus*. Nature, **182**, 1745.
- OLSSON R., 1968 : Evolutionary significance of the "prolactin" cells in teleostomean fishes. Nobel Symposium 4 : "Current problems of lower vertebrate phylogeny". Tor Orvig, ed., 455-472.
- ONOZATO H. et K. YAMAMOTO, 1966 : On the fine structure of the adrenal chromaffin cells of the goldfish, with special reference to the distribution of two catecholamines, adrenaline and noradrenaline. Annot. Zool. Jap., **39**, 30-38.
- ORTMANN R., 1951 : Über experimentelle Veränderungen der Morphologie des Hypophysenzwischenhirnsystems und die Beziehung der sog. "Gomorisubstanz" zum Adiuretin. Z. Zellforsch., **36**, 92-140.
- OSBORN C.M., 1941 : Studies on the growth of integumentary pigment in the lower vertebrates. II. The role of the hypophysis in melanogenesis in the common catfish (*Ameiurus melas*). Biol. Bull., **81**, 352-363.
- ÖZTAN N., 1966 : The fine structure of the adeno-hypophysis of *Zoarcas viviparus* L. Z. Zellforsch., **69**, 699-718.
- PANDEY S. et J.F. LEATHERLAND, 1970 : Comparison of the effects of methallibure and thiourea on the testis, thyroid, and adeno-hypophysis of the adult and juvenile guppy, *Poecilia reticulata* Peters. Can. J. Zool., **48**, 445-450.
- PANG P.K.T., 1971 : The relationship between corpuscles of Stannius and serum electrolyte regulation in killifish, *Fundulus heteroclitus*. J. Exp. Zool., **178**, 1-8.
- PANT M.C. et S.S. KHANNA, 1968 : Morphology and histocytology of the pituitary gland of *Glyptothorax pectinatus* (Teleostei). Acta Zool., **49**, 177-187.
- PARKER G.H., 1941 : The method of activation of melanophores and the limitation of melanophore responses in the catfish *Ameiurus*. Proc. Am. Phil. Soc., **85**, 18-24.
- PARKER G.H., 1945 : Melanophore activators in the common eel, *Anguilla rostrata* Le Sueur. J. Exptl. Zool., **98**, 211-234.
- PARKER G.H., 1948 : Animal colour changes and their neuro-humours. Cambridge University Press, Cambridge.
- PHILLIPS J.G., 1959 : Adrenocorticosteroids in fish. J. Endocrinol., **18**, 37-39.
- PHILLIPS J.G., W.N. HOLMES et P.K. BONDY, 1959 : Adrenocorticosteroids in salmon plasma (*Oncorhynchus nerka*). Endocrinology, **65**, 811-818.
- PHILLIPS J.G. et P.J. MULROW, 1959 : Corticosteroid production *in vitro* by the interrenal tissue of killifish *Fundulus heteroclitus* (Linn.) Proc. Soc. exp. Biol. Med., **101**, 262-264.
- PICARD D., 1969 : The neurosecretory cell of vertebrates. J. Neuro. viscer. Relat., suppl., **9**, 23-63.
- PICKFORD G.E., 1953 : A study of the hypophysectomized male killifish, *Fundulus heteroclitus*. Bull. Bingham Ocean. Coll., **14**, 5-41.
- PICKFORD G.E. et J.W. ATZ, 1957 : The physiology of the pituitary gland of fishes. New York Zool. Soc., **22**, 613 p.
- PICKFORD G.E. et B. KOSTO, 1957 : Hormonal induction of hypophysectomized killifish (*Fundulus heteroclitus*). Endocrinology, **61**, 177-196.
- PICKFORD G.E., P.K.T. PANG et W. SAWYER, 1966 : Prolactin and serum osmolarity of hypophysectomized killifish, *Fundulus heteroclitus*, in fresh water. Nature, **209**, 1040-1041.
- PICKFORD G.E., P.K.T. PANG, E. WEINSTEIN, J. TORRETTI, E. HENDLER et F.H. EPSTEIN, 1970 : The response of the hypophysectomized Cyprinodont, *Fundulus heteroclitus*, to replacement therapy with cortisol : effects on blood serum and sodium-potassium activated adenosine triphosphatase in the gills, kidneys and intestinal mucosa. Gen. comp. Endocrinol., **14**, 524-534.
- PICKFORD G.E. et J.G. PHILLIPS, 1959 : Prolactin, a factor in promoting survival of hypophysectomized killifish in fresh-water. Science, **130**, 454-455.

- PICKFORD G.E., E.E. ROBERTSON et W.H. SAWYER, 1965 : Hypophysectomy, replacement therapy, and the tolerance of the euryhaline killifish, *Fundulus heteroclitus*, to hypotonic media. Gen. comp. Endocrinol., **5**, 160-181.
- POTTS W.T.W. et D.H. EVANS, 1966 : The effects of hypophysectomy and bovine prolactin on salt fluxes in freshwater-adapted *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull., **131** 362-368.
- POTTS W.T.W. et D.H. EVANS, 1967 : Sodium and chloride balance in the killifish *Fundulus heteroclitus*, Biol. Bull., **133**, 411-425.
- POUCHET G., 1876 : Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. J. Anat. Physiol., **12**, 1-90 ; 113-165.
- RACADOT J., 1962 : Sur la mise en évidence des types cellulaires adénohypophysaires par la méthode de Herlant au bleu d'alizarine acide. Bull. Micr. Appl., **12**, 16-20.
- RAMALHO A., 1923 : Sur la morphologie de l'organe interrénel antérieur des Téléostéens. C. R. Ass. Anat., **18**, 435-438.
- RANKIN J.C., D.K.O. CHAN et I. CHESTER JONES, 1967 : Kidney function in the European eel *Anguilla anguilla* L. Abstr. 4th Conf. European Comp. Endocrinologists, Carlsbad, 1967. Gen. comp. Endocrinol., **9**, 484.
- RASQUIN P., 1951 : Effects of carp pituitary and mammalian ACTH on the endocrine and lymphoid systems of the teleost *Astyanax mexicanus*. J. exp. Zool., **117**, 317-358.
- RASQUIN P., 1956 : Cytological evidence for a role of the corpuscles of Stannius in the osmoregulation of Teleosts. Biol. Bull., **111**, 399-409.
- RASQUIN P. et E.H. ATZ, 1952 : Effects of ACTH and cortisone on the pituitary, thyroid and gonads of the teleost *Astyanax mexicanus*. Zoologica, **37**, 77-87.
- RASQUIN P. et L.M. STOLL, 1957 : Effect of pitressin and water injections on secretions of brain and hypophysis in a teleost. J. comp. Neurol., **107**, 273-293.
- RETZIUS A.J., 1819 : Observations in Anatomiam Chondropterygiorum. Lund.
- RINFRET A.P. et S. HANE, 1955 : Presence of ACTH in pituitary gland of Pacific salmon (*Oncorhynchus keta*). Proc. Soc. Exp. Biol. (N.Y.), **90**, 508-510.
- RIPPLINGER J., M. JOLY, J. CARDOT et R. GUYETANT, 1962 : La pigmentation de la Tanche. Ses relations avec l'intégrité de la moelle ou du sympathique. C.R. Acad. Sci., **255**, 377-379.
- ROBERTSON O.H. et B.C. WEXLER, 1962 a : Histological changes in the pituitary of the rainbow trout (*Salmo gairdnerii*) accompanying sexual maturation and spawning. J. Morph., **110**, 157-170.
- ROBERTSON O.H. et B.C. WEXLER, 1962 b : Histological changes in the pituitary gland of the Pacific salmon (*Genus Oncorhynchus*) accompanying sexual maturation and spawning. J. Morph., **110**, 171-185.
- ROBERTSON O.H., S. HANE, B.C. WEXLER et A.P. RINFRET, 1963 : The effect of hydrocortisone on immature rainbow trout (*Salmo gairdnerii*). Gen. comp. Endocrinol., **3**, 422-436.
- ROMAIN R. et C. BUGNON, 1972 a : Caractérisation cytophysiologique et cytochimique des cellules noradrénergiques et des cellules interrénelles associées chez la Tanche (*Tinca tinca* L.). C. R. Soc. Biol., **166**, 322-327.
- ROMAIN R. et C. BUGNON, 1972 b : Etude cytophysiologique des modifications adénohypophysaires chez la Tanche soumise à la métopirone. C. R. Soc. Biol., **166**, 553-556.
- ROMAIN R., 1974 : Mise en évidence de corrélations cytophysiologiques électives entre les cellules hématoxyline au plomb - positives pro-adénohypophysaires et l'interrénel chez la Tanche traitée par la dexaméthasone. C. R. Soc. Biol., **167**, 1772-1776.
- ROMEIS B., 1940 : Innersekretorische Drüsen. II. Hypophyse. Hdbch. der mikr. Anat. des Menschen, **6**, Springer éd., Jena.
- ROY B.B., 1964 : Production of corticosteroids *in vitro* in some Indian fishes with experimental, histological and biochemical studies of adrenal cortex together with general observations on gonads after hypophysectomy in *O. Punctatus*. Calcutta med. J., **61**, 223-244.
- SABATINI D.D., E.P. DE ROBERTIS et H.B. BLEICHMAR, 1962 : Submicroscopic study of the pituitary action on the adrenocortex of the rat. Endocrinology, **70**, 390-406.
- SAGE M., 1965 : The somatotrophic cells in the pituitary of *Lebistes reticulatus* Peters. J. Endocrinol., **33**, V.

- SAGE M., 1967 : Responses of pituitary cells of *Poecilia* to changes in growth induced by thyroxine and thiourea. Gen. comp. Endocrinol., **8**, 314-319.
- SAGE M., 1968 : Responses to steroids of *Xiphophorus* ACTH cells in organ culture. Z. Zellforsch., **92**, 34-42.
- SAGE M. et R.J. PURROTT, 1969 : The control of Teleosts A.C.T.H. cells. Z. vergl. Physiologie, **63**, 85-90.
- SAMUELSSON B., B. FERNHOLM et G. FRIDBERG, 1968 : Light microscopic studies on the *nucleus lateralis tuberosus* and the pituitary of the roach, *Leuciscus rutilus*, with special reference to the nucleus-pituitary relationship. Acta Zool., **49**, 141-153.
- SANDOR T., A. LANTHIER, I.W. HENDERSON et I. CHESTER JONES, 1967 : Steroidogenesis *in vitro* by homogenates of adrenocortical tissue of the European eel (*Anguilla anguilla* L.). Endocrinology, **81**, 904-912.
- SANDOR T., G.P. VINSON, I. CHESTER-JONES, I.W. HENDERSON et B.J. WHITEHOUSE, 1966 : Biogenesis of corticosteroids in the European eel (*Anguilla anguilla* L.) J. Endocrinol., **34**, 105-115.
- SATHYANESAN A.G., 1960 : Correlative cyclic changes in the pituitary and gonads of *Mystus seenghala* (Sykes) and *Barbus stigma* (Cuv. et Val.). J. Zool. Soc. India, **12**, 175-190.
- SATHYANESAN A.G., 1969 : An *in situ* study of the preoptico-neurohypophysial complex of the fresh-water teleost *Clarias batrachus* L. Z. Zellforsch., **98**, 202-216.
- SCHÄPERCLAUS M., 1961 : Lehrbuch der Teichwirtschaft. Berlin : Paul Parey.
- SCHARRER E., 1937 : Vergleichende Untersuchungen über die zentralen Anteile des vegetativen Systems. Z. Anat. Entwickl. Gesch., **106**, 169-192.
- SCHELINE R.R., 1963 : Adrenergic mechanisms in fish : chromatophore pigment concentration in the cuckoo wrasse, *Labrus ossifagus* L. Comp. Biochem. Physiol., **9**, 215-227.
- SCHIEBLER T.H. et J. HARTMANN, 1963 : Histologische und histochemische Untersuchungen am neurosekretorischen Zwischenhirn-Hypophysen-System von Teleostiern unter normalen und experimentellen Bedingungen. Z. Zellforsch., **60**, 89-146.
- SCHREIBMAN M.P., 1964 : Studies on the pituitary gland of *Xiphophorus maculatus* (the platyfish). Zool. New York, **49**, 217-243.
- SCHREIBMAN M.P. et K.D. KALLMAN, 1965 : The effect of hypophysectomy on freshwater survival and scale mucous cells in two species of fresh water fishes. Am. Zool., **5**, 728.
- SCHREIBMAN M.P. et K.D. KALLMAN, 1966 : Endocrine control of freshwater tolerance in teleosts. Gen. comp. Endocrinol., **6**, 144-155.
- SCHREIBMAN M.P. et K.D. KALLMAN, 1969 : The effect of hypophysectomy on freshwater survival in Teleosts of the order Atheriniformes. Gen. comp. Endocrinol., **13**, 27-38.
- SCOTT J.L., 1953 : The effects of thiourea treatment upon the thyroid, pituitary and gonads of the zebrafish, *Brachydanio rerio*. Zool. New York, **38**, 53-62.
- SCRUGGS W.M., 1939 : The epithelial components of the teleost pituitary gland as identified by a standardized method of selective staining. J. Morph., **65**, 187-214.
- SMITH H., 1930 : The absorption and excretion of water and salts by marine teleosts. Am. J. Physiol., **93**, 480-505.
- SOKABE H., H. NISHIMURA, M. OGAWA et M. OGURI, 1970 : Determination of renin in the corpuscles of Stannius of the Teleost. Gen. comp. Endocrinol., **14**, 510-516.
- SOKOL H.W., 1961 : Cytological changes in the teleost pituitary gland associated with the reproductive cycle. J. Morphol., **109**, 219-235.
- SRDINKO O.V., 1908 : Beiträge zur Kenntnis der Nebennieren der Knochenfische. Über die erste Anlage der Stanniuschen Körperchen der Lophobranchier. Arch. mikr. Anat., **71**, 327-332.
- SREBRO Z., 1963 : The hypothalamo-hypophysial neurosecretory system of *Chromis chromis* in laboratory and hypotonic conditions. Folia Biologica, **11**, 451-464.
- STAHL A., 1958 : Sur la présence d'une dualité cellulaire au niveau du lobe intermédiaire de l'hypophyse de certains poissons. C. R. Soc. Biol., **152**, 1562-1565.

- STAHL A., 1963 : Cytophysiologie de l'adénohypophyse des poissons (spécialement en relation avec la fonction gonadotrope). Coll. intern. C.N.R.S., 128, 331-344.
- STAHL A., R. SEITE et C. LERAY, 1960 : Cytologie adénohypophysaire en fonction du cycle sexuel chez les Poissons. L'hypophyse des Mugilidés. C. R. Soc. Biol., 154, 1455-1458.
- STANLEY J.G. et W.R. FLEMING, 1966 : The effect of hypophysectomy on sodium metabolism of the gill and kidney of *Fundulus kansae*. Biol. Bull., 131, 155-165.
- STANLEY J.G. et W.R. FLEMING, 1967 a : Effect of prolactin and A.C.T.H. on the serum and urine sodium levels of *Fundulus kansae*. Comp. Biochem. Physiol., 20, 199-208.
- STANLEY J.G. et W.R. FLEMING, 1967 b : The effect of hypophysectomy on the electrolyte content of *Fundulus kansae* held in freshwater and in seawater. Comp. Biochem. Physiol., 20, 489-497.
- STANNIUS H., 1839 : Über Nebennieren bei Knochenfischen. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med., 97, 97-101.
- SUMNER F.B., 1933 : The differing effects of different parts of the visual field upon the chromatophore response in fishes. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 65, 266-282.
- SUNDARARAJ B.I., 1959 : A study of the correlation between the structure of the pituitary gland of the Indian catfish *Heteropneustes* and the seasonal changes in the ovary. Acta anat., 37, 47-80.
- SUNDARARAJ B.I. et S.V. GOSWAMI, 1965 : "Seminal vesicle" response of intact, castrate, and hypophysectomized catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch), to testosterone propionate, prolactin, and growth hormone. Gen. comp. Endocrinol., 5, 464-474.
- SUNDARARAJ B.I. et S.K. NAYYAR, 1969 : Effect of prolactin on the "seminal vesicles" and neural regulation of prolactin secretion in the catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch). Gen. comp. Endocrinol., suppl. 2, 69-80.
- SWIFT D.R. et G.E. PICKFORD, 1962 : Seasonal variations in the growth hormone content of pituitary glands of the perch, *Perca fluviatilis* L. Gen. comp. Endocrinol., 2, 627.
- SZABÓ S., 1960 : Modifications histologiques de l'hypophyse de *Chondrostoma nasus* L. et *Barbus barbus* L. au cours du cycle sexuel (en roumain). Stud. Cerc. Biol., Cluj, 11, 105-118.
- SZABÓ S., 1965 : L'activité neuro-sécrétoire du noyau préoptique chez le Vairon (*Phoxinus phoxinus* L.) dans les conditions normales et expérimentales. Rev. Roum. Embryol. Cytol., 2, 159-162.
- SZABÓ S. et B. MOLNÁR, 1965 a : Experimental investigations on neurosecretion in mudfish (*Misgurnus fossilis* L.). Acta Biol. Hung., 15, 383-392.
- SZABÓ S. et B. MOLNÁR, 1965 b : L'activité neurosécrétoire des noyaux hypothalamiques durant le cycle ovarien chez le Barbeau méridional (*Barbus meridionalis petenyi* Heck). Rev. Roum. Endocrinol., 2, 35-40.
- SZABÓ S. et B. MOLNÁR, 1968 : Beschreibung und experimentelle Prüfungen an den adrenocorticotropen Zellen der Hypophyse vom Zwergwels (*Amiurus nebulosus*). Rev. Roum. Endocrinol., 5, 209-212.
- TAMPI P.R.S., 1953 : On the structure of the pituitary and thyroid of *Chanos chanos* (Forsk.). Proc. natn. Inst. Sci. India, 19, 247-256.
- TAMURA E. et Y. HONMA, 1969 : Histological changes in the organs and tissues of the Gobioid fishes throughout the life-span. I. Hypothalamo-hypophysial neurosecretory system of the Ice-goby, *Leucopsarion petersi* Hilgendorf. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 35, 875-884.
- TEPPERMAN J., 1968 : Metabolic and endocrine physiology. Year Book Medical Publishers Inc., Chicago, U.S.A.
- TIGERSTEDT R. et P.G. BERGMAN, 1898 : Niere und Kreislauf. Skand. Arch. Physiol., 8, 223-271.
- TIXIER-VIDAL A. et I. ASSENMACHER, 1963 : Action de la métopirone sur la préhypophyse du Canard mâle : essai d'identification des cellules corticotropes. C.R. Soc. Biol., 157, 1350-1354.
- TRUSCOTT B. et D.R. IDLER, 1968 : Biosynthesis of aldosterone and 18-hydroxycorticosterone from corticosterone by interrenal tissue of a teleost (*Clupea harengus harengus*). J. Fish. Res. Bd. Can., 25, 431-435.

- UTIDA S., M. KAMIYA et N. SHIRAI, 1971 : Relationship between the activity of $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ - activated adenosine triphosphatase and the number of chloride cells in eel gills with special reference to sea-water adaptation. *Comp. Biochem. Physiol.*, **38**, 443-447.
- VAN MULLEM P.J., 1959 : A histo- and cytological study on the pituitary of the stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. forma *trachura* Cuv. partly based on a new fixation procedure after freeze drying. *Arch. néerl. Zool.*, **13**, 149-195.
- VAN OORDT P.G.W.J., 1968 : Perspectives in endocrinology. E.J.W. BARRINGTON et C.B. JORGENSEN éd., New York and London Acad. Press. Inc.
- VAN OVERBEEKE A.P., 1960 : "Histological studies on the interrenal and phaeochromic tissue in Teleostei". 102 pp. Vrije Univ. Amsterdam, VanMunster's Drukkerijen, Amsterdam.
- VAN OVERBEEKE A.P. et S.N. AHSAN, 1966 : A.C.T.H. effect of pituitary glands of Pacific salmon demonstrated in the hypophysectomized *Covesius plumbeus*. *Can. J. Zool.*, **44**, 969-979.
- VAN OVERBEEKE A.P. et J.R. Mc BRIDE, 1967 : The pituitary gland of the sockeye (*Onchorhynchus nerka*) during sexual maturation and spawning. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **24**, 1791-1810.
- VAN OVERBEEKE A.P. et J.R. Mc BRIDE, 1971 : Histological effects of 11-ketotestosterone, 17 α -methyltestosterone, estradiol, estradiol cypionate, and cortisol on the interrenal tissue, thyroid gland, and pituitary gland of gonadectomized sockeye salmon (*Onchorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28**, 477-484.
- VEIL C., 1937 : Hypophysectomie et changement de couleur chez le poisson-chat. *C.R. Soc. Biol.*, **124**, 111-113.
- VERNE J. et S. HERBERT, 1951 : Les types lipidiques de la corticosurrénale. *Ann. Endocrinol.*, **12**, 192.
- VILTER V., 1945 : Hypophysectomie chez la larve d'Anguille (Civelle) et répercussions sur la métamorphose pigmentaire. *C. R. Soc. Biol.*, **139**, 816-817.
- VINCENT S., 1897 : Further observations upon the comparative physiology of the suprarenal capsules. *Proc. roy. Soc. B.*, **62**, 176-178.
- VIVIEN J.H., 1939 : Rôle de l'hypophyse dans le déterminisme du cycle génital femelle d'un téléostéen, *Gobius pagannellus* L. *C.R. Acad. Sci.*, **208**, 948-949.
- VOLLRATH L., 1966 : The ultrastructure of the eel pituitary at the elver stage with special reference to its neurosecretory innervation. *Z. Zellforsch.*, **73**, 107-131.
- VOLLRATH L., 1967 : Über die neurosekretorische Innervation der Adenohypophyse von Teleostiern, insbesondere von *Hippocampus kuda* und *Tinca tinca*. *Z. Zellforsch.*, **78**, 234-260.
- VOLLRATH L. et T.H. SCHIEBLER, 1968 : Elektronmikroskopische Untersuchungen an dem *Nuclei lateralis tuberis* der Schleie. *Anat. Anz.*, **121**, suppl., 425-431.
- VON BREHM H., 1958 : Über jahreszyklische Veränderungen im *Nucleus lateralis tuberis* der Schleie (*Tinca vulgaris*). *Z. Zellforsch.*, **49**, 105-124.
- VON EULER B. et H. VON EULER, 1933 : C-Vitamin in Meeresfischen und Vertebraten. *Svensk. Kemisk. Tidskrift.*, **45**, 173-180.
- VON FRISCH K., 1911 : Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, **138**, 319-387.
- WALD G., 1960 : The significance of vertebrate metamorphosis. *Circulation*, **21**, 916-938.
- WARING H., 1963 : Colour change mechanisms of cold-blooded vertebrates. New York and London : Academic Press, 1963.
- WEISBART M. et D.R. IDLER, 1971 : Identification and quantification of corticosteroids in the Atlantic habitat, *Hippoglossus hippoglossus* L. *Gen. comp. Endocrinol.*, **17**, 416-423.
- WELDON W.F.R., 1885 : On the suprarenal bodies of vertebrates. *Quart. J. micr. Sci.*, **25**, 137-149.
- WINGSTRAND K.G., 1966 : Comparative anatomy and evolution of the hypophysis. in "The Pituitary Gland", éd. G.W. HARRIS et B.T. DONOVAN, London : Butterworths, 58-126.
- WOOD J.G., 1963 : Identification of and observations on epinephrine and norepinephrine containing cells in the adrenal medulla. *Am. J. Anat.*, **112**, 285-303.

- WRIGHT A. et I. CHESTER JONES, 1955 : Chromaffin tissue in the lizard adrenal gland. *Nature*, **175**, 1001-1002.
- YAMAMOTO K. et H. ONOZATO, 1965 : The fine structure of the interrenal tissue of the goldfish. *Annot. Zool. Jap.*, **38**, 140-150.
- YAMAZAKI F., 1961 : The effects of hypophysectomy on the ovary of the goldfish, *Carassius auratus*. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **12**, 167-280.
- YAMAZAKI F. et E.M. DONALDSON, 1968 a : The spermiation of the goldfish, *Carassius auratus*, as a biossay for salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, gonadotropin. *Gen. comp. Endocrinol.*, **10**, 383-391.
- YAMAZAKI F. et E.M. DONALDSON, 1968 b : The effects of partially purified salmon pituitary gonadotropin on spermatogenesis, vitellogenesis and ovulation in the hypophysectomized goldfish (*Carassius auratus*). *Gen. comp. Endocrinol.*, **11**, 292-299.
- YARON Z., 1970 : The chromaffin and interrenal cells of *Acanthobrama terrae-sanctae* (Cyprinidae, Teleostei). *Gen. comp. Endocrinol.*, **14**, 542-550.
- ZIEGLER B., 1963 : Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Pars intermedia* und Neurohypophyse der Ratte. Zur Frage der Beziehungen zwischen *Pars intermedia* und Hinterlappen der Hypophyse. *Z. Zellforsch.*, **59**, 486-506.

PLANCHE I

Fig. 1 — Pro-adénohypophyse de la Tanche après coloration par l'hématoxyline au plomb de Mac Conaill.

Les grandes cellules allongées, dispersées en bordure de la basale sont fortement HPb-positives. Elles appartiennent au type 2 de la pro-adénohypophyse.

Les cellules finement granuleuses, non colorables par l'HPb et qui renferment un noyau rond et clair sont du type 1, par ailleurs érythrosinophile après diverses autres colorations.

Fig. 2 — Méta-adénohypophyse de la Tanche, région antérieure, même coloration.

Les petites cellules anguleuses très fortement HPb-positives de type 1 de la méta-adénohypophyse, se localisent préférentiellement en bordure du lobe nerveux.

Les cellules à gros noyau globuleux, peu chromatique et nucléolé, représentent le type 2 du lobe.

(Photomicroscope Zeiss, objectif à immersion x 40).

Fig. 3 — Manchon épithélial autour d'une branche veineuse du rein céphalique lymphoïde de la Tanche.

Les cellules sombres, riches en grains fuchsinophiles, possèdent un noyau arrondi et nucléolé. Elles appartiennent à l'interrénal.

Les cellules claires, plus ou moins vacuolisées et renfermant des noyaux polymorphes, représentent le tissu chromaffine.

(Coloration : glychémalun, fuchsine-ponceau, vert lumière. Photomicroscope Zeiss, filtre vert, objectif à immersion x 40).

Fig. 4 — Cellules interrénaliennes et cellules chromaffines associées.

Les cellules de l'interrénal possèdent de gros grains fuchsinophiles après fixation bichromatée.

Les cellules chromaffines s'insèrent ici à deux niveaux sur une basale, au voisinage de l'endothélium, par un prolongement grêle, pincé par les cellules de l'interrénal (flèches).

(Coloration : glychémalun, fuchsine-ponceau, vert lumière. Photomicroscope Zeiss, filtre vert, objectif à immersion x 100).

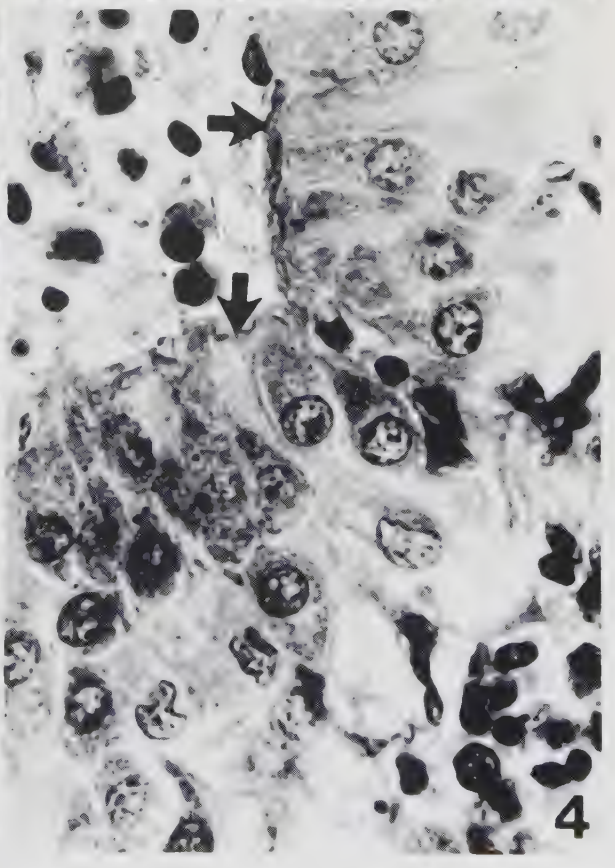
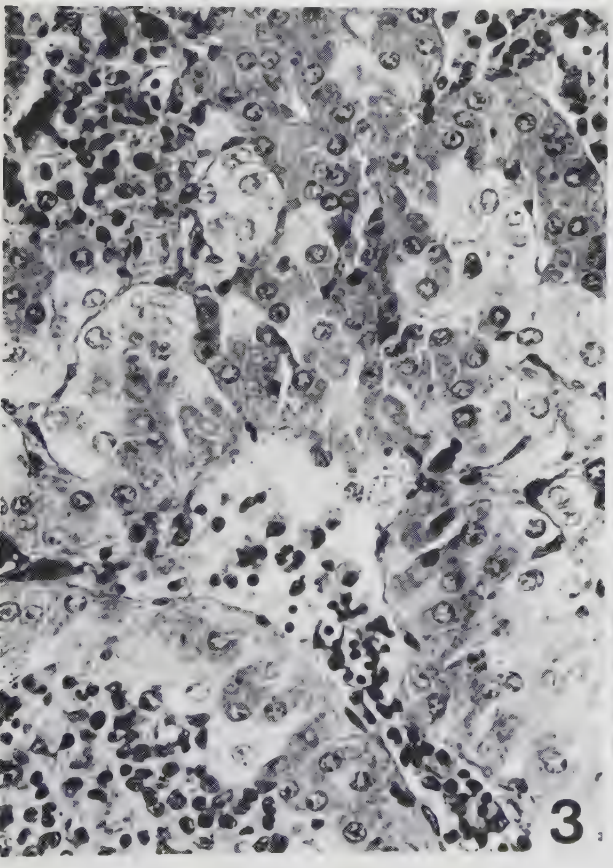
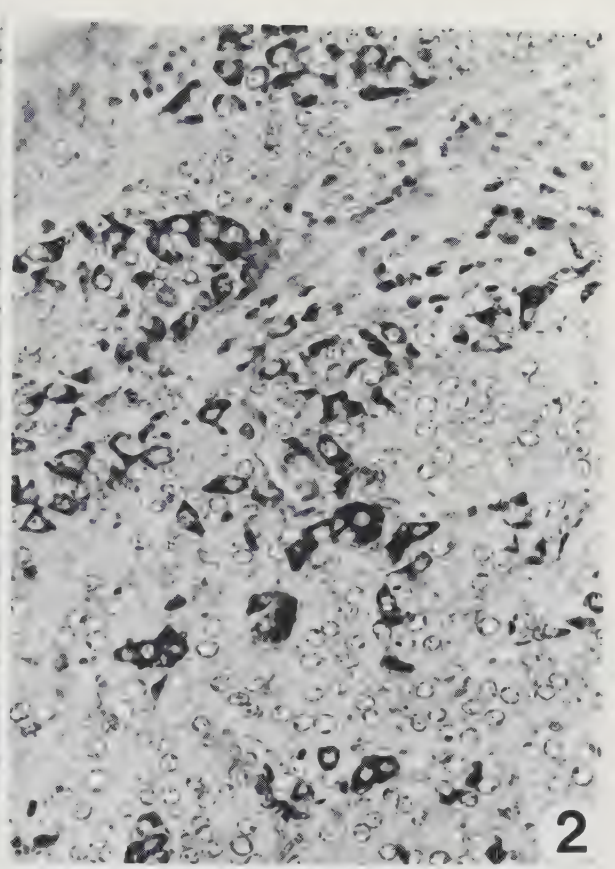


PLANCHE II

- Fig. 1 — Réaction de réduction non spécifique du chlorure ferrique-ferricyanure après fixation de Regaud du rein céphalique de la Tanche.
Des cellules groupées en petits îlots se colorent intensément par le bleu de Prusse. On les distingue parmi les cellules interrénaliennes pâles dont le noyau arrondi est apparent.
(Photomicroscope Zeiss, objectif x 40).
- Fig. 2 — Mise en évidence des monoamines après cryodessication et traitement du rein céphalique de la Tanche, par les vapeurs de paraformaldéhyde (technique de Falck et Hillarp).
Ici de très nombreuses cellules réductrices développent en lumière ultraviolette une intense fluorescence jaune.
Dans la région supérieure de la photographie, les cellules de l'interrénal sont reconnaissables à leur noyau rond très sombre.
(Photomicroscope Leitz-Orthoplan à lumière U.V. incidente, objectif x 40).
- Fig. 3 — Réaction chromaffine des cellules à noradrénaline après fixation au glutaraldéhyde et postchromisation du rein céphalique de la Tanche.
Ces cellules se colorent en jaune-brun. La postchromisation altère les cellules interrénaliennes, non colorées.
(Photomicroscope Zeiss, objectif à immersion x 100).
- Fig. 4 — Réduction du nitrate d'argent au cours de la triple réaction de Jones.
Les cellules à noradrénaline sont caractérisées par leur richesse en granules de coloration brune.
(Photomicroscope Zeiss, objectif x 40).

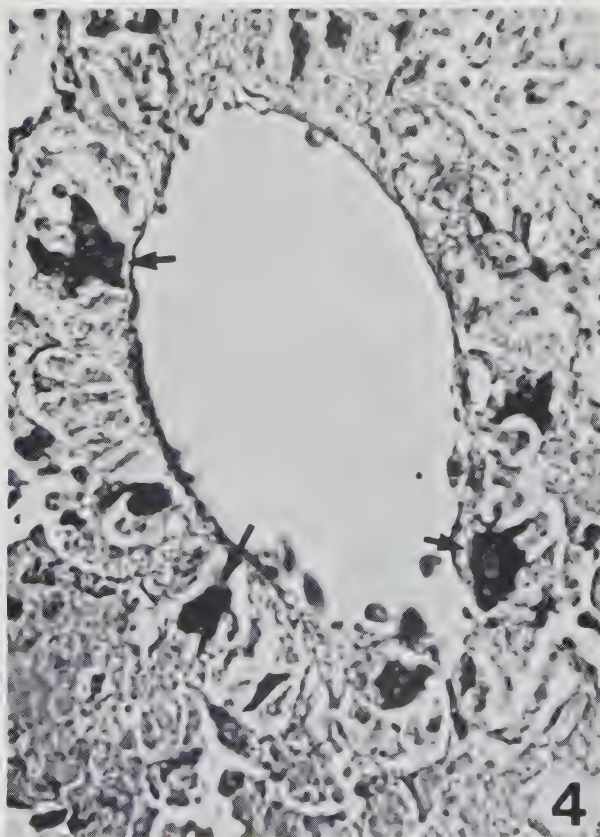
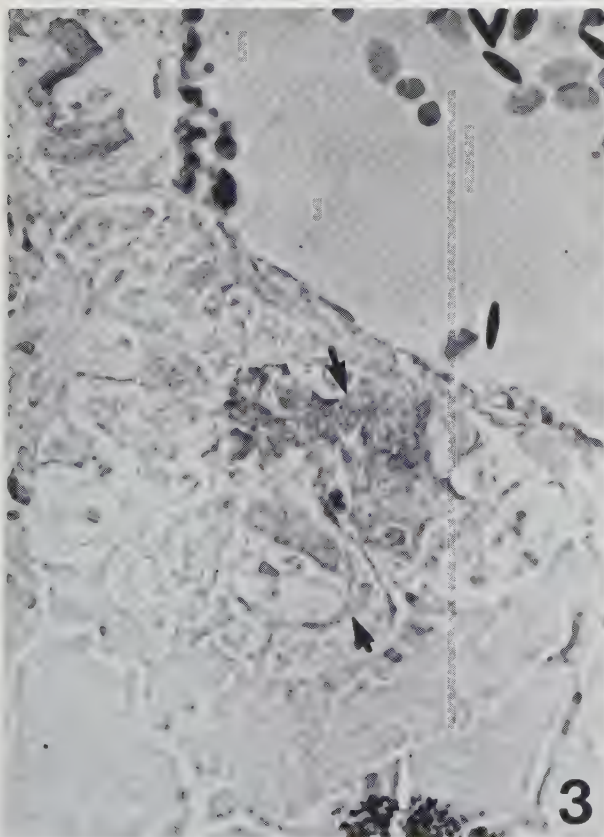
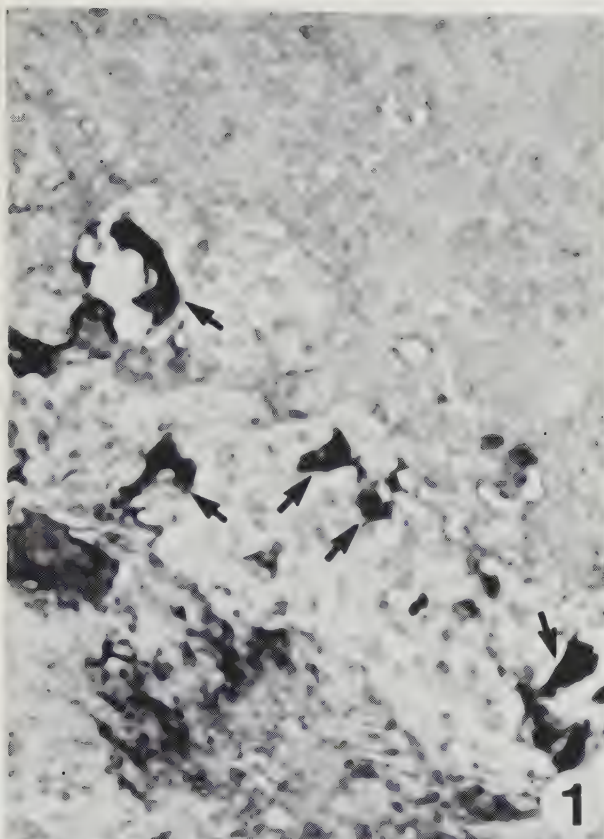


PLANCHE III

Fig. 1 et 3 — Interréal d'une tanche soumise à la métopirone.

Le chondriome des cellules interrénaliennes est bien apparent et les noyaux très volumineux, plus ou moins allongés, renferment de gros nucléoles.

Les flèches montrent la présence de mitoses.

Fig. 2 et 4 — Interréal d'une tanche témoin.

Les cellules présentent des granulations fuchsinophiles moins nettes et des noyaux plus petits, plus sombres, moins fréquemment et moins fortement nucléolés.

(Coloration : glychémalun, fuchsine-ponceau, vert lumière. Photomicroscope Zeiss ; filtre vert ; fig. 1 et 2, objectif à immersion x 40 ; fig. 3 et 4, objectif à immersion x 100).

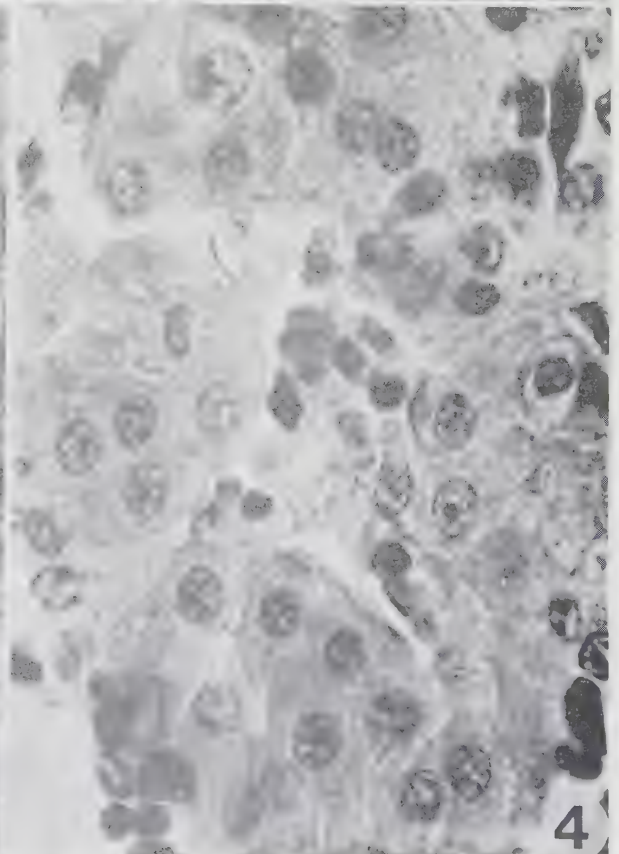
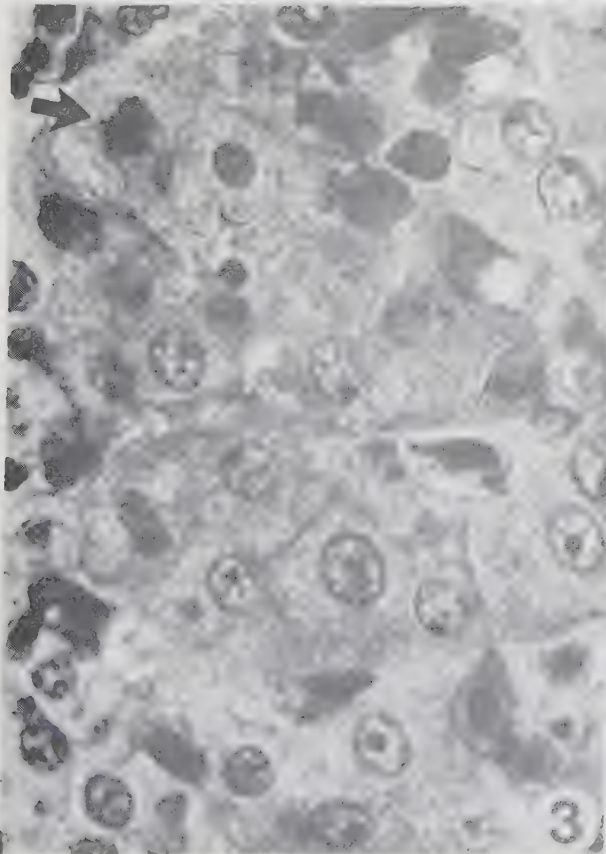
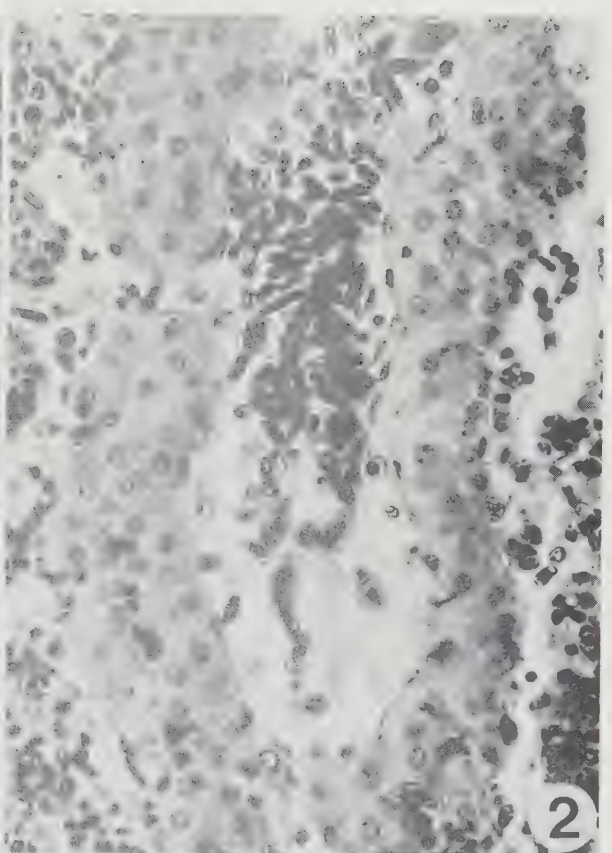
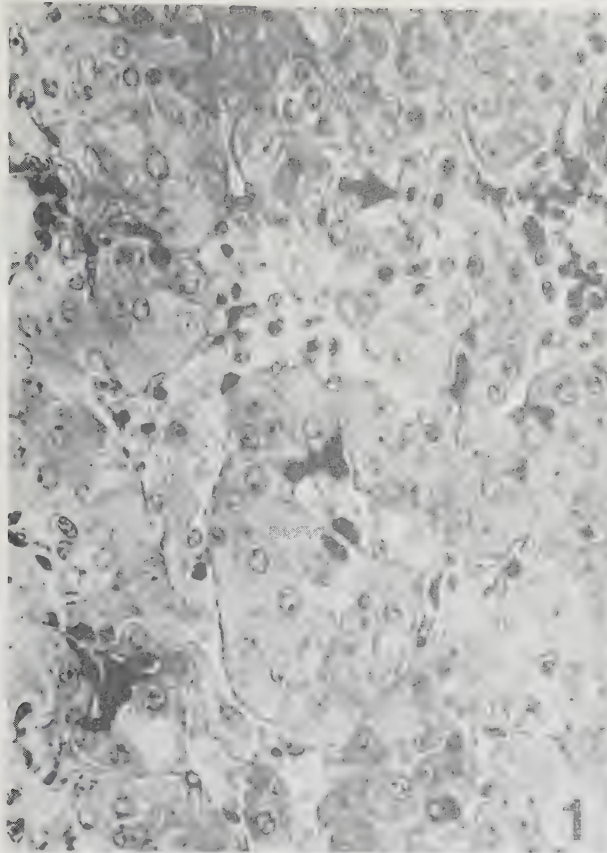


PLANCHE IV

- Fig. 1 — Pro-adénohypophyse d'une tanche soumise à la métopirone.
Les cellules HPb-positives ont perdu leurs granulations et deviennent difficiles à identifier. Certains noyaux volumineux et ovales semblent signaler des cellules très hypertrophiées (flèches).
Les cellules de type 1 de la pro-adénohypophyse se teignent par l'hématoxyline. Leurs noyaux sont d'aspect sensiblement plus actifs que chez les témoins.
- Fig. 2 — Pro-adénohypophyse d'une tanche témoin.
Les cellules fortement HPb-positives sont de forme allongée et étriquée très caractéristique (Flèches).
Les cellules de type 1 présentent des noyaux moins clairs et plus serrés les uns par rapport aux autres.
- Fig. 3 — Méta-adénohypophyse d'une tanche soumise à la métopirone.
Les cellules HPb-positives sont très peu granuleuses et ne se signalent que par l'aspect caractéristique de leurs noyaux à chromatine en épine ou en aiguille. Ces noyaux sont sensiblement plus gros que chez les témoins (Flèches).
Les cellules du second type de la méta-adénohypophyse ont des noyaux considérablement hypertrophiés et nucléolés.
- Fig. 4 — Méta-adénohypophyse d'une tanche témoin.
Les cellules HPb-positives sont sensiblement plus granuleuses. Leurs noyaux sont nettement moins actifs (Flèches).
Les cellules non colorables par l'hématoxyline au plomb semblent hypoactives. (Coloration : hématoxyline au plomb.
Photomicroscope Zeiss ; objectif à immersion x 40).

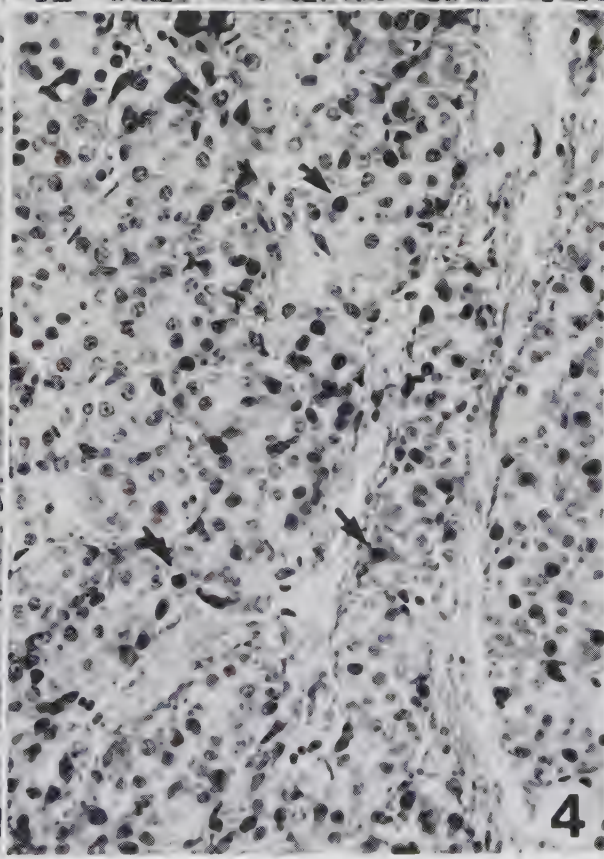
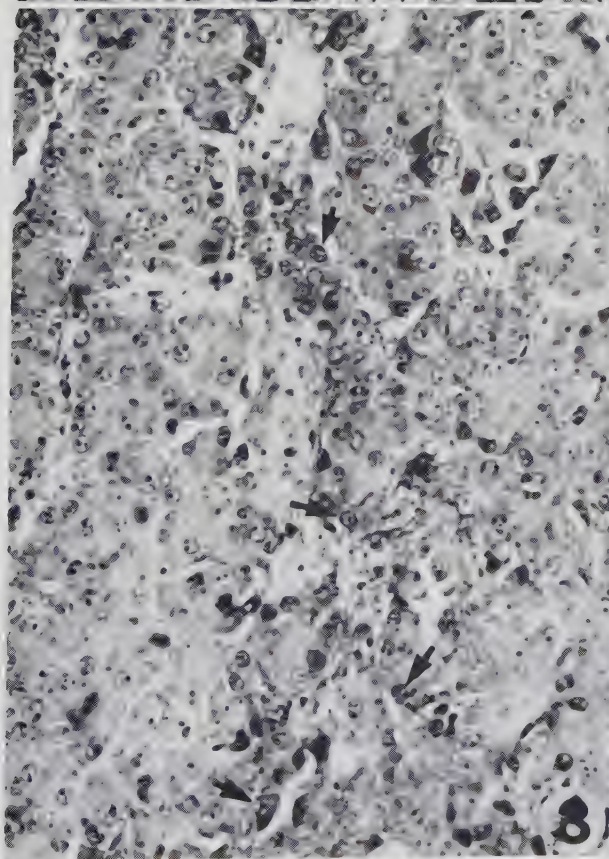
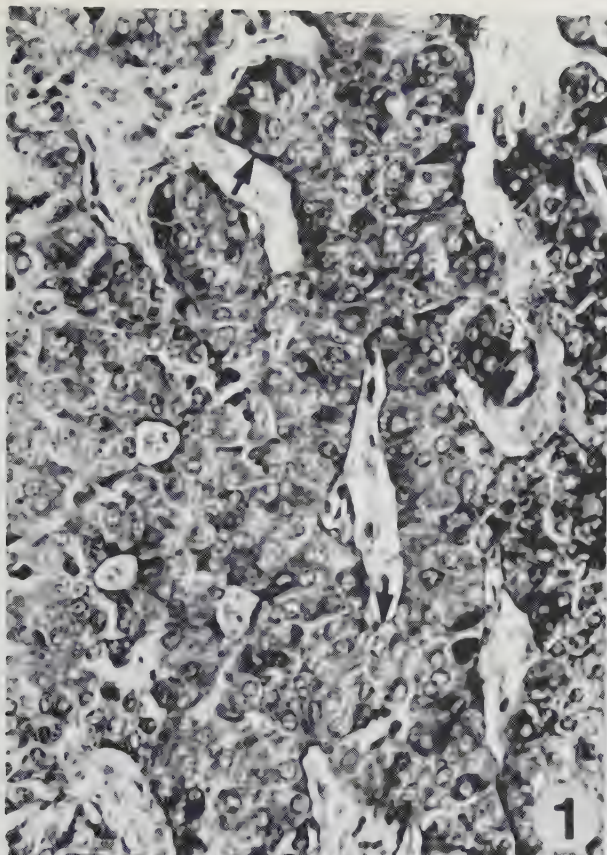


PLANCHE V

- Fig. 1 — Interréнал réduit dans le rein céphalique d'une tanche traitée par la dexaméthasone.
Les noyaux ont eux-mêmes régressé.
- Fig. 2 — Pro-adénohypophyse d'une tanche traitée par la dexaméthasone.
Les cellules HPb-positives sont petites et bien granuleuses.
Les noyaux ont également régressé.
- Fig. 3 — Interréнал d'une tanche témoin.
Les très gros noyaux dans les cellules fortement vacuolisées signalent les cellules chromaffines (flèches).
- Fig. 4 — Pro-adénohypophyse d'une tanche témoin.
- Fig. 5 — Interréнал d'une tanche injectée par le liquide physiologique de Ringer.
Les noyaux sont bien nucléolés, le chondriome est très apparent (flèches).
- Fig. 6 — Pro-adénohypophyse d'une tanche injectée par le liquide de Ringer.
Les cellules sont ici sensiblement moins HPb-positives et leur noyau est plus clair (flèches).
(Coloration : interréнал : glychémalun, fuchsine-ponceau, vert lumière. hypophyse : hématoxyline au plomb.
Photomicroscope Zeiss, objectif à immersion x 40).

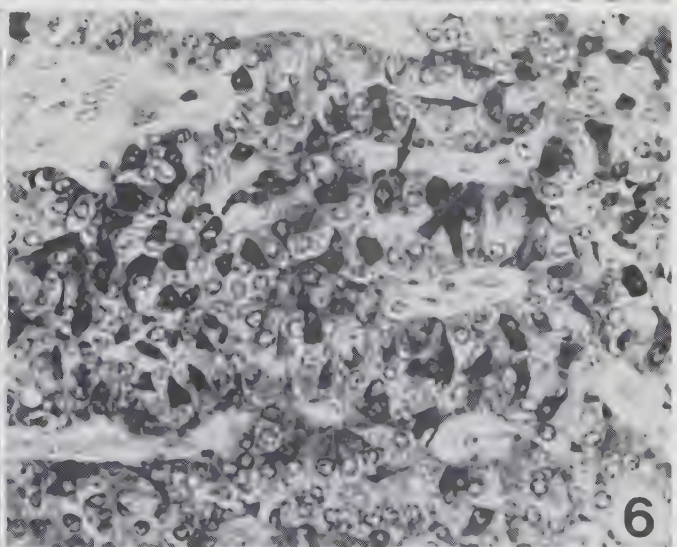
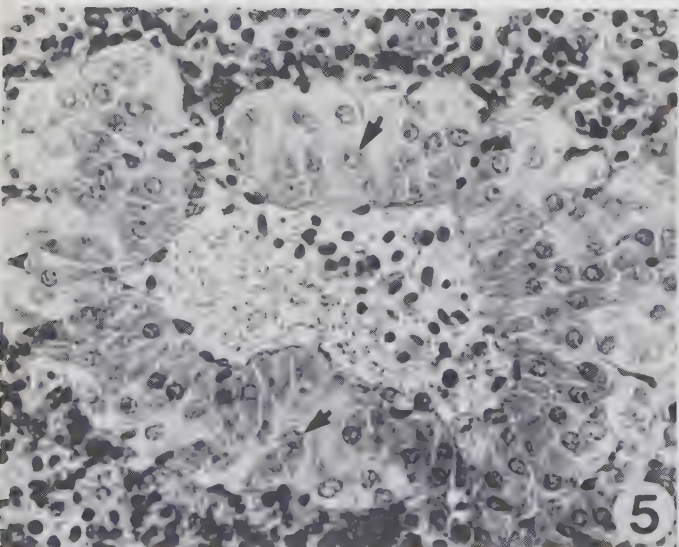
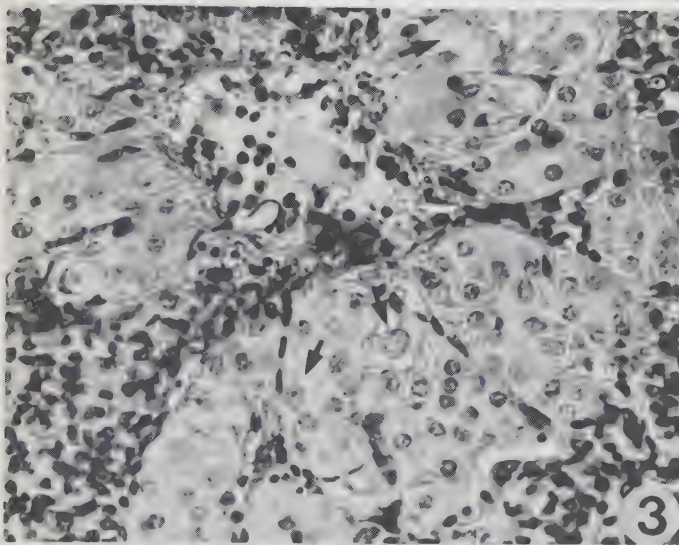
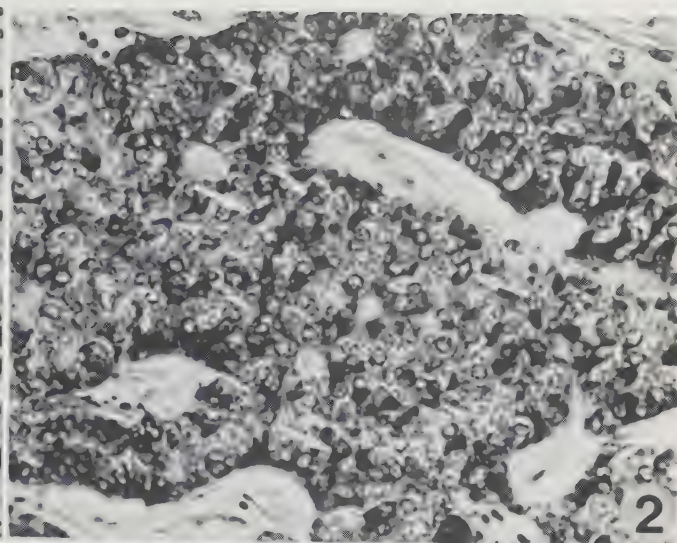
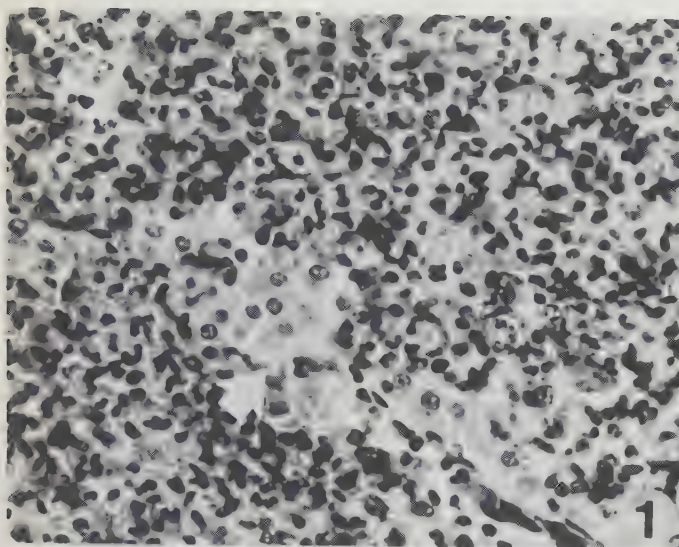


PLANCHE VI

- Fig. 1 — Interréal d'une tanche maintenue en eau distillée.
Les cellules ont un aspect bien actif, les noyaux sont volumineux, bien sphériques et nucléolés (flèches).
- Fig. 2 — Interréal d'une tanche témoin.
Les cellules interrèaliennes sont moins actives.
L'aspect finement vacuolaire semble mieux représenté et les noyaux moins gros sont aussi moins fréquemment nucléolés (flèches).
- Fig. 3 — Interréal d'une tanche maintenue en eau de mer diluée à 12,5%.
Les cellules sont d'aspect peu actif en raison de la faible netteté du chondriome et de la forte densité de la chromatine nucléaire (flèche) .
- Fig. 4 — Interréal d'une tanche témoin.
(Coloration : glychémalun, fuchsine-ponceau, vert lumière.
Photomicroscope Zeiss, filtre vert, objectif à immersion x 40).

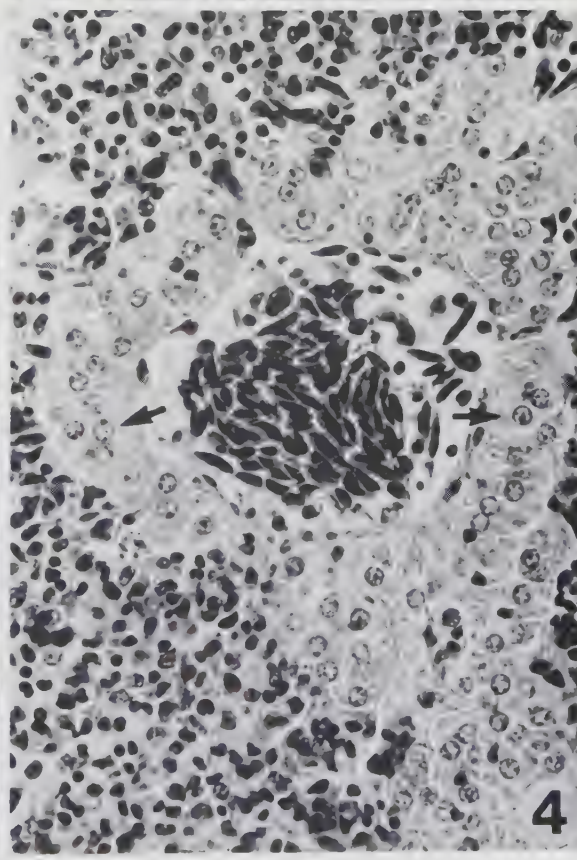
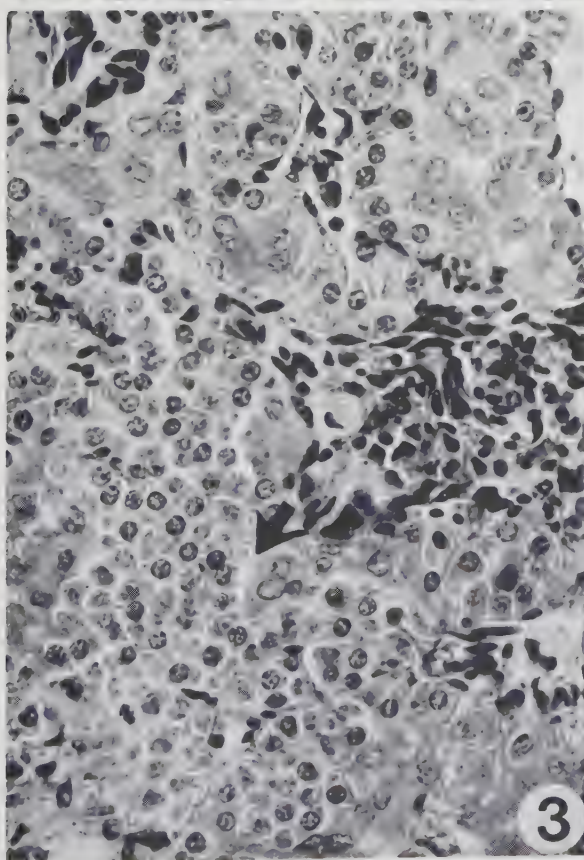
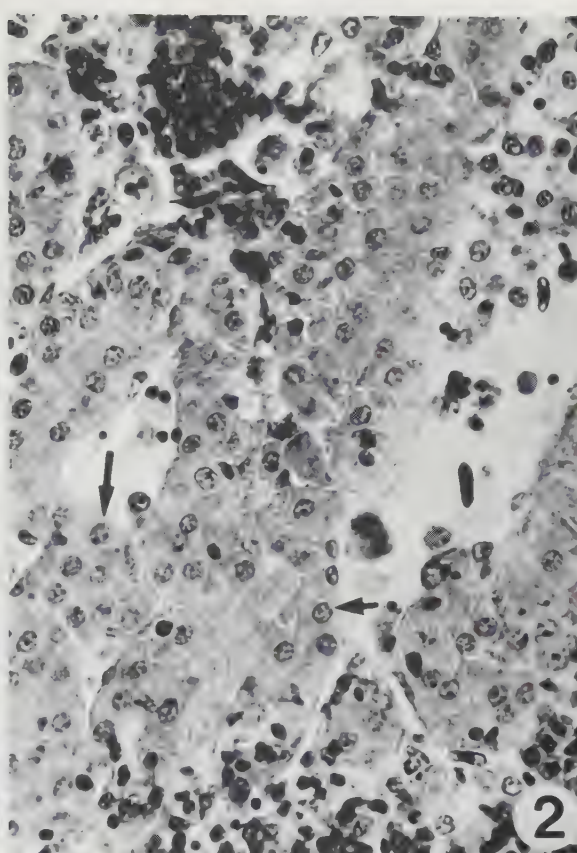
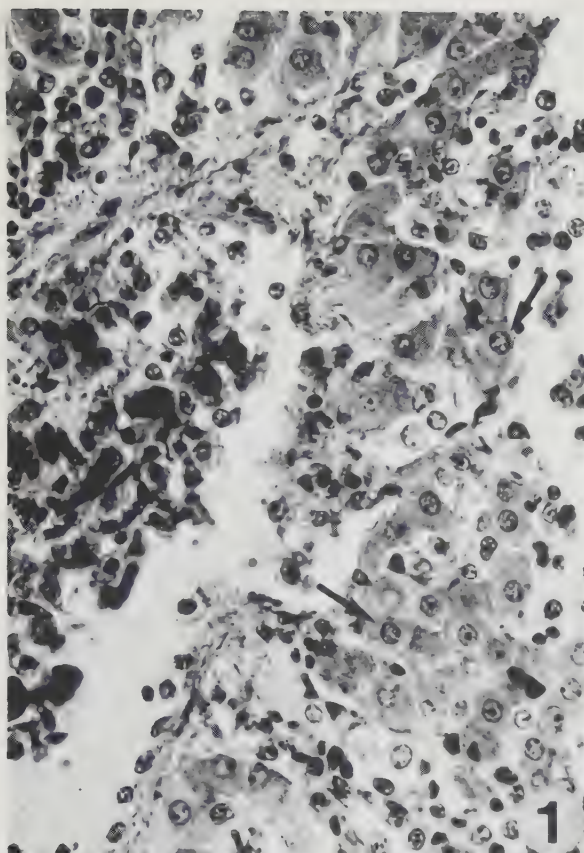


PLANCHE VII

- Fig. 1 — Pro-adénohypophyse d'une tanche maintenue en eau distillée.
Les cellules HPb-positives ne conservent leurs granulations qu'au pôle basal (flèches). Les noyaux sont mieux visibles et plus clairs que chez les témoins.
- Fig. 2 — Pro-adénohypophyse d'une tanche témoin.
- Fig. 3 — Méta-adénohypophyse d'une tanche maintenue en eau distillée.
Les noyaux des cellules non HPb-positives sont beaucoup plus volumineux que chez les témoins. Ils semblent également moins serrés les uns contre les autres ; ce qui illustre une hypertrophie cellulaire.
- Fig. 4 — Méta-adénohypophyse d'une tanche témoin.
(coloration : hématoxyline au plomb.
Photomicroscope Zeiss, objectif à immersion x 40).

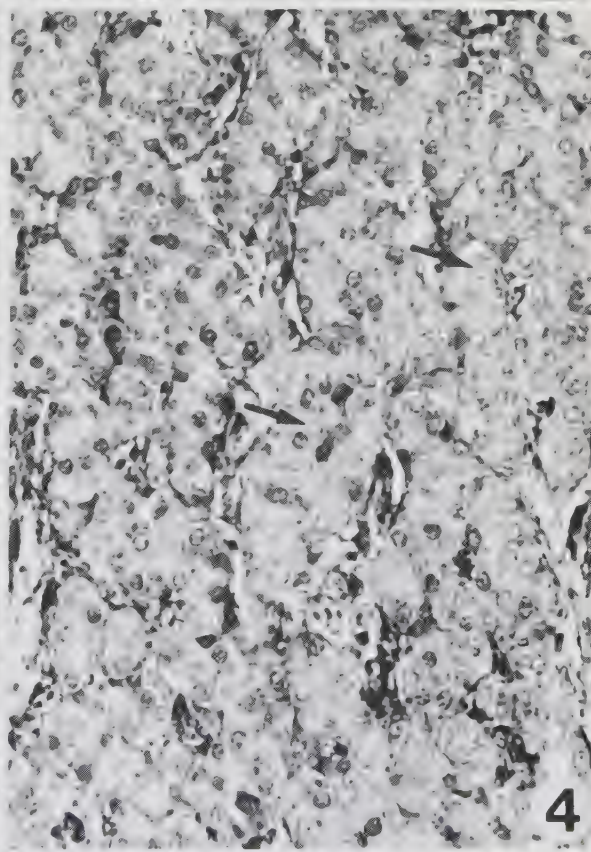
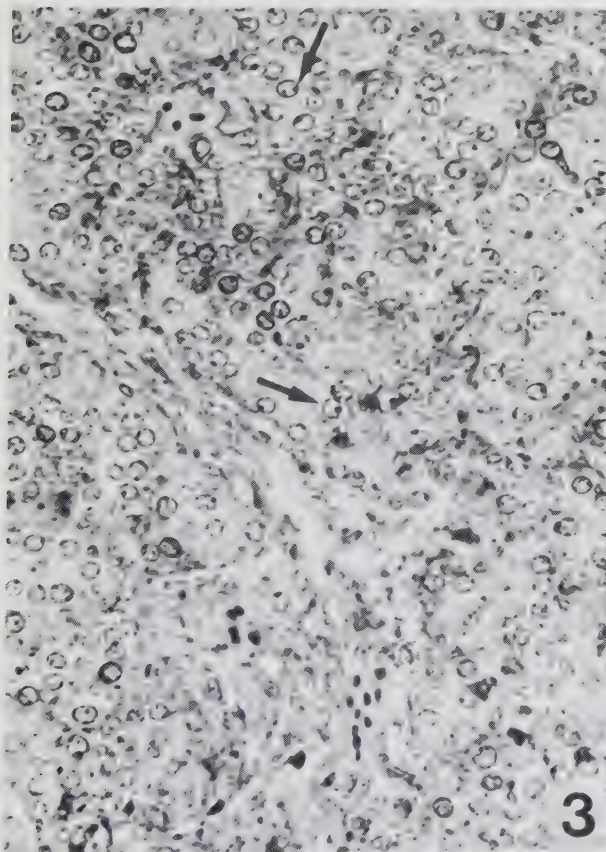
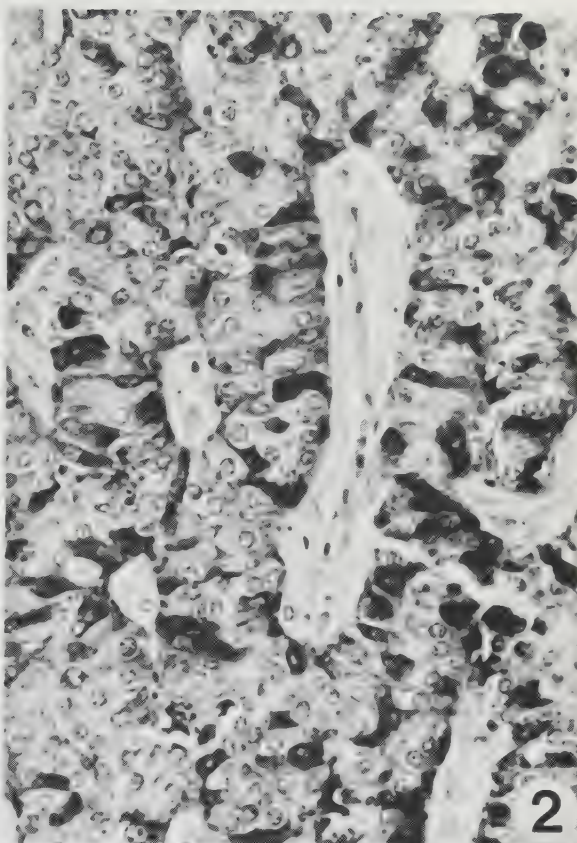
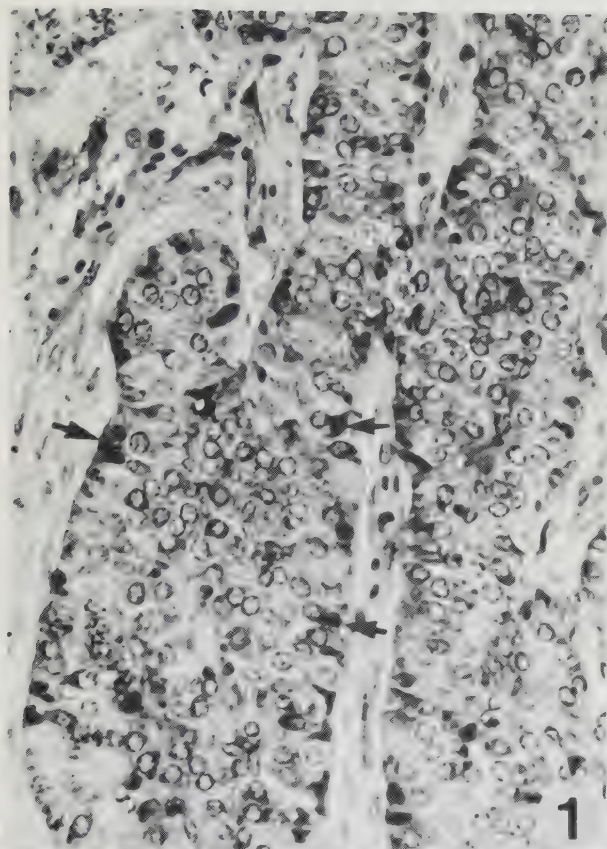


PLANCHE VIII

- Fig. 1 — *Pars magnocellularis* du noyau préoptique d'une tanche maintenue en eau distillée.
Les cytones sont dégranulés mais les noyaux semblent avoir régressé.
- Fig. 2 — *Pars magnocellularis* du noyau préoptique d'une tanche témoin.
Les cytones sont abondamment chargés de grains neurosécrétés hématoxyline chromique-positifs. Les noyaux très indentés, polymorphes, sont parfois bien nucléolés.
- Fig. 3 — *Pars parvocellularis* du noyau préoptique d'une tanche maintenue en eau distillée.
Aucune modification de la neurosécrétion cytoplasmique ou de la taille nucléaire n'est notable en comparaison des témoins.
- Fig. 4 — *Pars parvocellularis* du noyau préoptique d'une tanche témoin. Les noyaux arrondis sont quelquefois munis de petits nucléoles.
- Fig. 5 — Lobe neuro-intermédiaire d'une tanche maintenue en eau distillée.
Le produit de neurosécrétion s'est raréfié dans les troncs nerveux de différentes tailles. Il se présente sous forme de granules très fins. Les principales cellules de la méta-adénohypophyse présentent des noyaux volumineux et clairs.
- Fig. 6 — Lobe neuro-intermédiaire d'une tanche témoin.
La charge Gomori-positive des fibres nerveuses est forte et matérialisée par des amas volumineux de granules ou gouttelettes.
Les cellules de la méta-adénohypophyse possèdent des noyaux de taille plus réduite.
(Coloration : hématoxyline chromique-phloxine.
Photomicroscope Zeiss, objectif à immersion x 40).

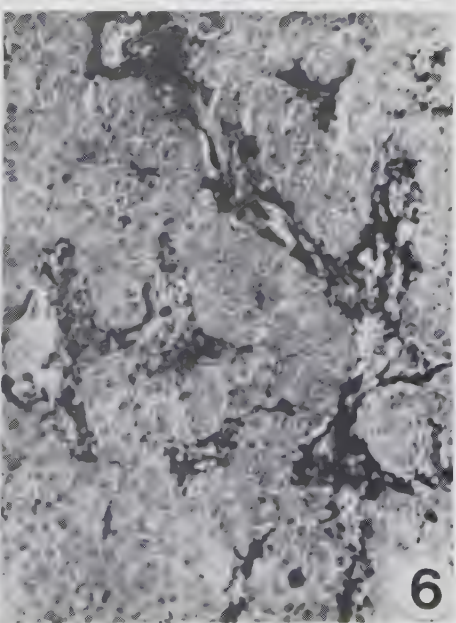
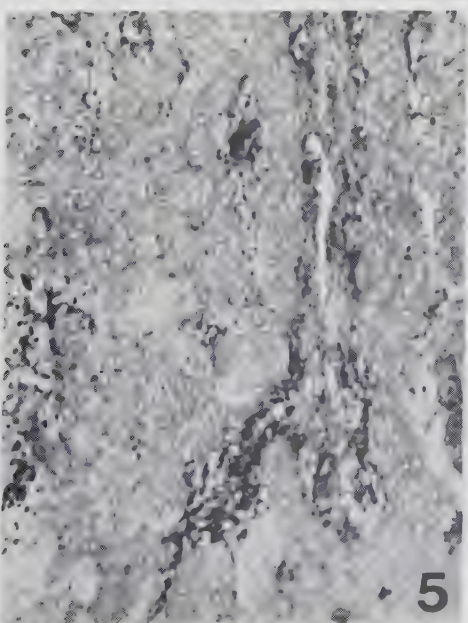
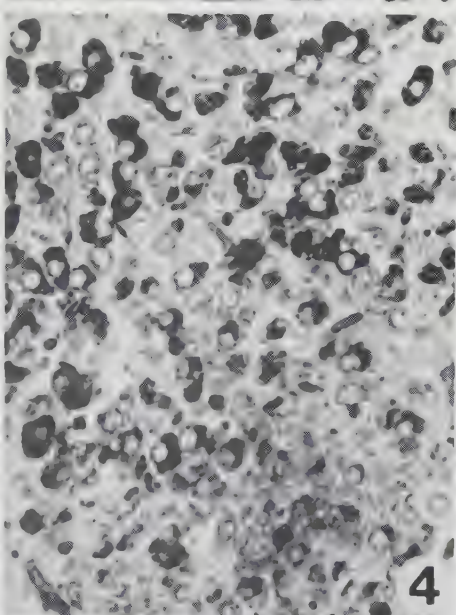
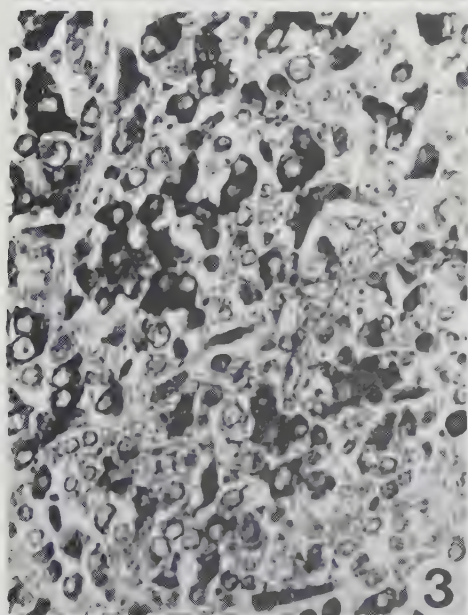
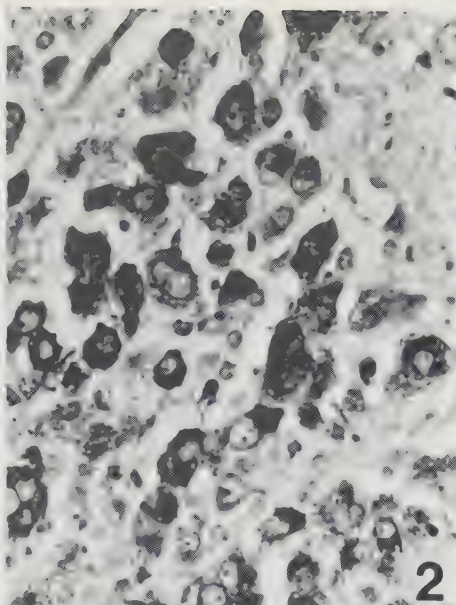
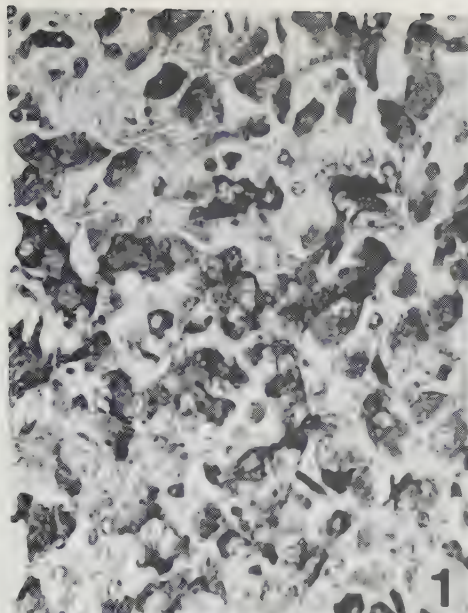


PLANCHE IX

- Fig. 1 — Pro-adénohypophyse d'une tanche maintenue en eau de mer diluée à 12,5%.
Les cellules HPb-positives sont, pour beaucoup d'entre elles, volumineuses et abondamment chargées de grains qui masquent considérablement le noyau. D'autres, également bien granuleuses mais petites, sont visibles sur ce document.
Les noyaux des cellules du type 2 de la méta-adénohypophyse sont petits et d'aspect hypoactif (Flèches).
- Fig. 2 — Pro-adénohypophyse d'une tanche témoin.
Les cellules HPb-positives sont de taille plus petite et apparaissent moins bien chargées. Par contre les noyaux plus clairs semblent plus actifs.
Les cellules de type 2 présentent des noyaux plus globuleux et pauvres en chromatine (Flèches).
(Coloration : hématoxyline au plomb.
Photomicroscope Zeiss, objectif à immersion x 40).
- Fig. 3 — Méta-adénohypophyse d'une tanche maintenue en eau de mer diluée à 12,5%.
Les cellules de type 1 sont volumineuses et possèdent un cytoplasme finement vacuolisé comme chez les témoins.
L'hyperacidophilie des cellules de type 2 est particulièrement bien visible dans la région antérieure de la méta-adénohypophyse, en haut du document.
- Fig. 4 — Méta-adénohypophyse d'une tanche témoin.
Les cellules de type 2 sont moins fortement acidophiles et leurs noyaux sont d'aspect sensiblement plus actifs.
(Coloration : tétrachrome de Herlant.
Photomicroscope Zeiss, filtre vert, objectif à immersion x 40).

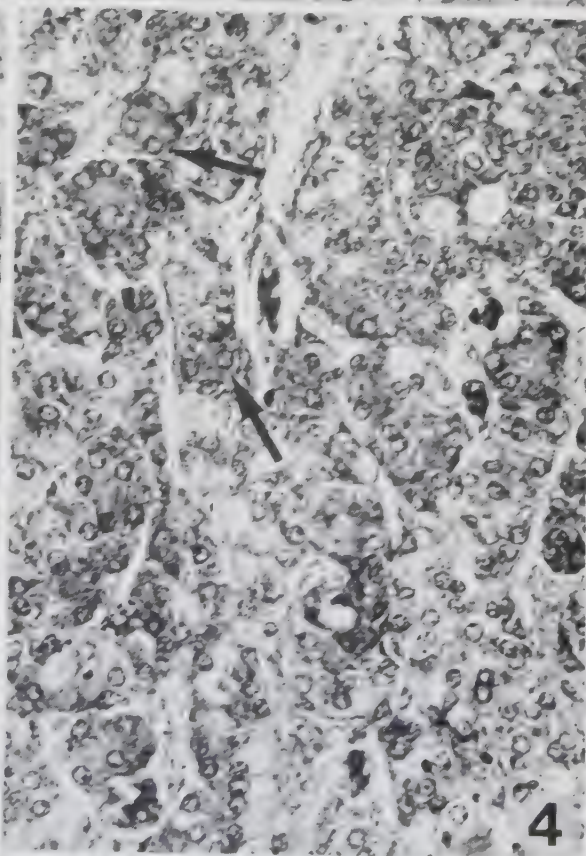
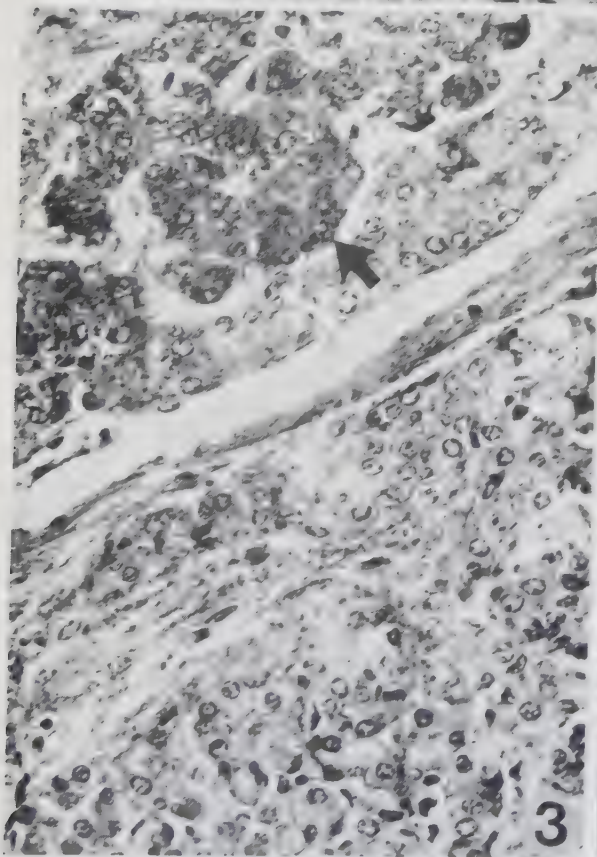
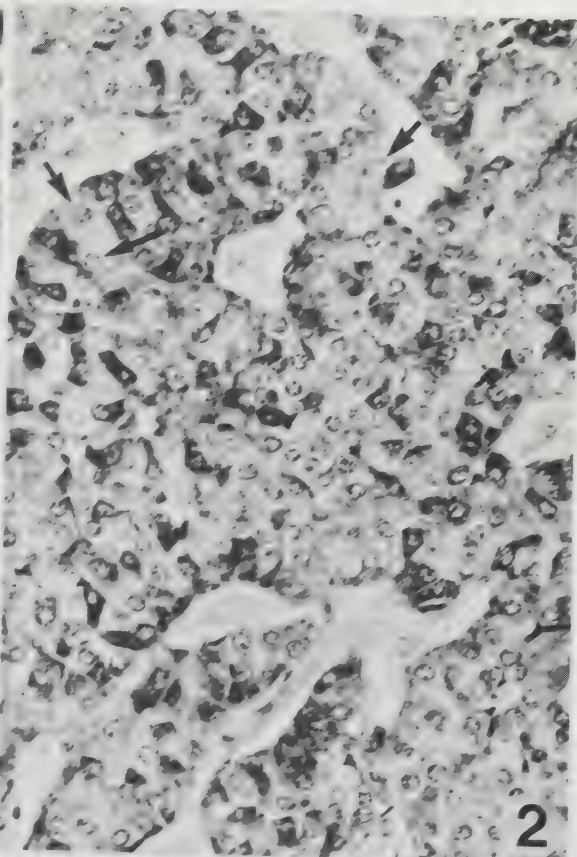
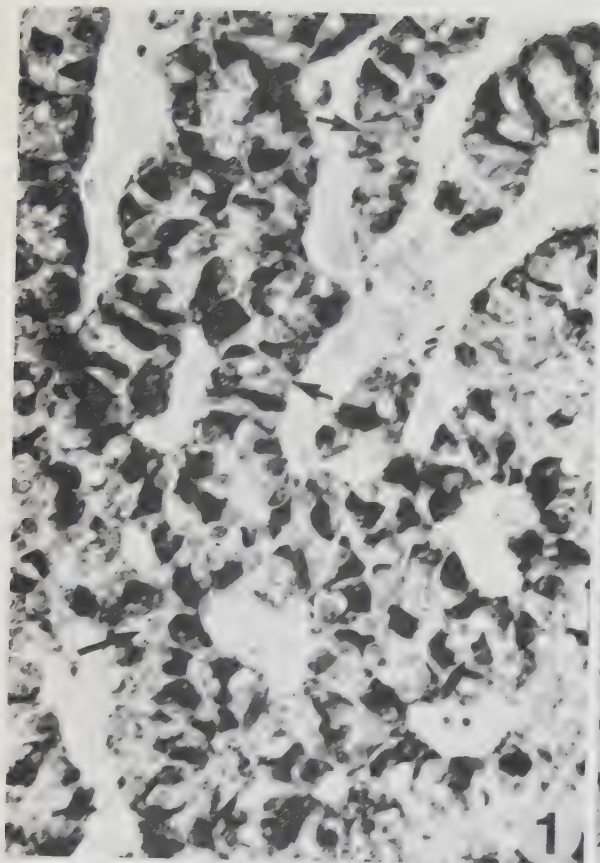


PLANCHE X

Fig. 1 — *Pars magnocellularis* du noyau préoptique d'une tanche maintenue en eau de mer diluée à 12,5%.

Les préricaryones sont peu chargés de produit de neurosécrétion comparativement aux témoins. La taille des noyaux ne semble guère modifiée. Ceux-ci sont toutefois moins fortement nucléolés.

Fig. 2 — *Pars magnocellularis* d'une tanche témoin.

Les grandes cellules renferment dans le péricaryone une grande quantité de grains de neurosécrétion. Elles sont munies de nucléoles renfermant des granules très réfringents.

Fig. 3 — *Pars parvocellularis* du noyau préoptique d'une tanche maintenue en eau de mer diluée à 12,5%.

Le cytone des cellules neurosécrétrices est réduit à une étroite couronne cytoplasmique bien chargée de matériel Gomori-positif. La taille du noyau n'est pas modifiée par rapport aux témoins.

Fig. 4 — *Pars parvocellularis* du noyau préoptique d'une tanche témoin. Le péricaryone des cellules de cette zone du NPO est bien représenté. Le cytoplasme est fortement rempli de matériel hématoxyline chromique-positif.

Fig. 5 — Lobe neuro-intermédiaire d'une tanche maintenue en eau de mer diluée à 12,5%. Le produit de neurosécrétion semble quelque peu se raréfier dans le lobe nerveux de l'hypophyse.

Les principales cellules de la méta-adénohypophyse sont d'aspect nettement hypoactif en regard de la taille et de la densité apparente des noyaux par unité de surface. Elles présentent également une plus forte affinité pour la phloxine.

Fig. 6 — Lobe neuro-intermédiaire d'une tanche témoin.

Les gouttelettes ou granules de neurosécrétion sont abondants.

Les cellules de la méta-adénohypophyse présentent des noyaux plus volumineux et parfois nucléolés.

(Coloration : hématoxyline chromique - phloxine.

Photomicroscope Zeiss, objectif à immersion x 40).

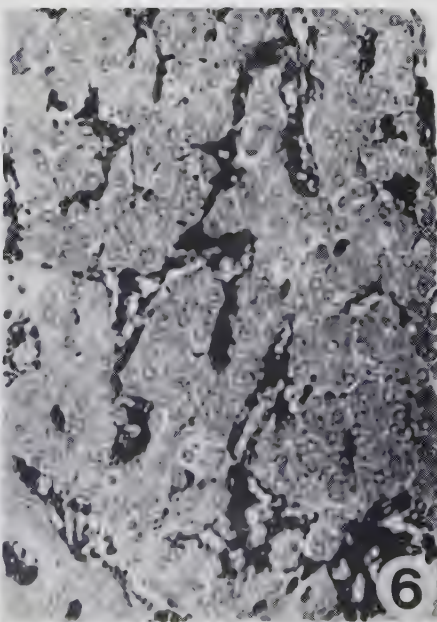
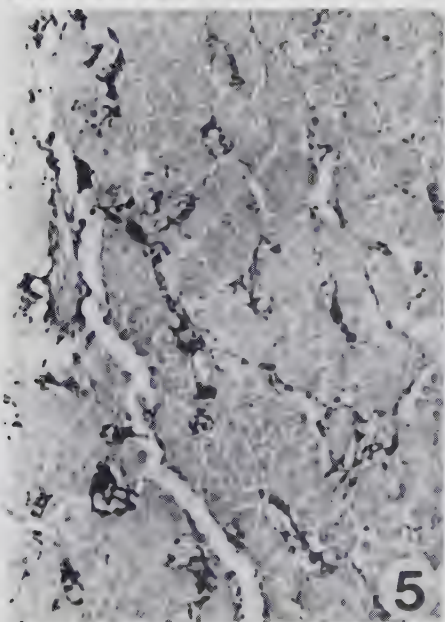
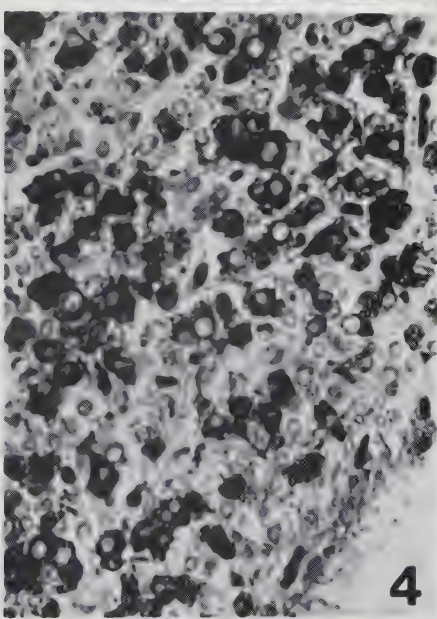
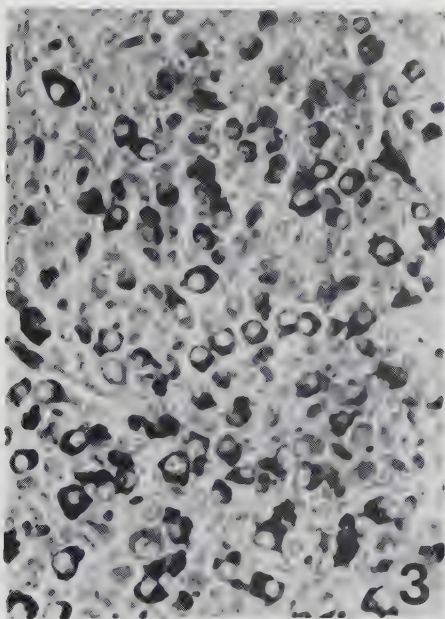
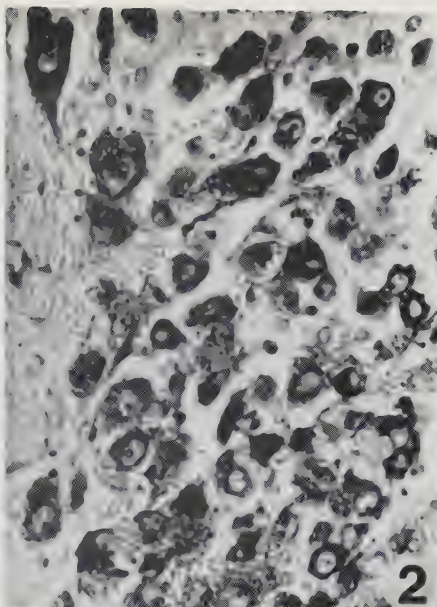
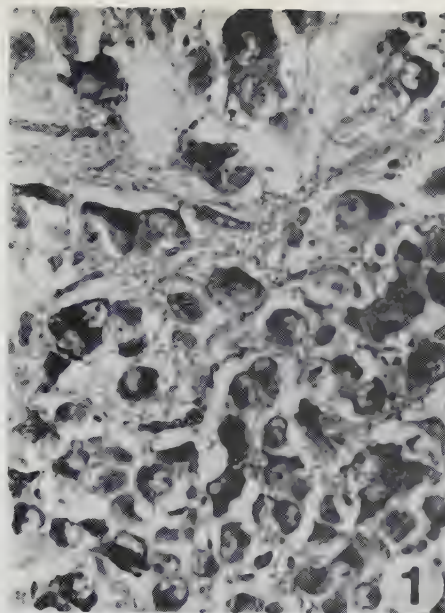


PLANCHE XI

- Fig. 1 — Cellules HPb-positives de la méta-adénohypophyse d'une tanche sacrifiée au mois d'août.
Ces cellules sont anguleuses et fort peu chargées de grains colorables par l'hématoxyline au plomb. Leur noyau est petit et irrégulier. Ce type morphologique est arbitrairement considéré comme correspondant à un état d'activité numéro 1 (cf. schéma 4).
- Fig. 2 — Cellules HPb-positives d'une autre tanche de la même période.
Les cellules manifestent une plus intense affinité pour l'hématoxyline au plomb en raison d'une plus forte charge de granules. Elles correspondent au type fonctionnel 2.
- Fig. 3 — Cellules HPb-positives d'une tanche du mois de mai.
La forme de ces cellules hypertrophiées est globuleuse.
Le cytoplasme est faiblement granulé et finement vacuolisé.
Les noyaux sont gros et clairs. Ces cellules correspondent au type fonctionnel 3.
- Fig. 4 — Cellules HPb-positives d'une autre tanche de la même période.
Le cytoplasme est plus intensément vacuolisé et la dégranulation est très prononcée. Les noyaux sont encore plus gros et fortement nucléolés.
(Coloration : hématoxyline au plomb.
Photomicroscope Zeiss, objectif à immersion x 100).
- Fig. 5 — Méta-adénohypophyse d'une tanche sacrifiée en mai.
Les cellules cyanophiles présentent une vacuolisation plus ou moins intense du cytoplasme et un aspect variable du noyau.
Elles sont regroupées sous le type morphologique 5 :
— cellules de type 5 a.
Une cellule de ce type est marquée par une flèche courte.
Son noyau est volumineux et bien nucléolé.
— celles de type 5 b.
Une cellule de ce type est marquée par une flèche longue.
La vacuolisation est considérable, le noyau par contre est petit, irrégulier et sombre.
- Fig. 6 — Méta-adénohypophyse du même animal.
On distingue une cellule de type 5 b mais aussi diverses cellules avec des noyaux parfois très réduits et d'énormes nucléoles acidophiles (flèches). Ces cellules appartiennent au type d'activité 5 c.
(Coloration : tétrachrome de Herlant.
Photomicroscope Zeiss, filtre vert, objectif à immersion x 100).

